



Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropical humide

Gaëlle Jaouen

► To cite this version:

Gaëlle Jaouen. Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropical humide. Biologie végétale. Université Henri Poincaré - Nancy I, 2007. Français. NNT : . tel-00272100

HAL Id: tel-00272100

<https://theses.hal.science/tel-00272100>

Submitted on 10 Apr 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Faculté des Sciences et Techniques - UFR Sciences et Techniques Biologiques
Ecole Doctorale Ressources, Procédés, Produits et Environnement

Thèse

Présentée pour l'obtention du titre de
Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy I
en Biologie Végétale et Forestière
par **Gaëlle JAOUEN**

Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropical humide

Soutenue publiquement le 17 décembre 2007

Devant le jury composé de

Président	M. Daniel Epron	Professeur, Université Nancy I
Rapporteurs	M. Bruno Moulia	Directeur de recherche, INRA, Clermont-Ferrand
	M. Nick Rowe	Directeur de recherche, CNRS, Montpellier
Examineurs	Mme Meriem Fournier	Professeur, AgroParisTech, Nancy (Directrice de thèse)
	M. Tancrède Alméras	Chercheur contractuel, INRA, Kourou
	M. Thomas Speck	Professeur, Université de Freiburg, Allemagne

UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97300 Kourou, Guyane française

UMR Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, 54000 Nancy

"Vous abattez des arbres pour construire des asiles afin d'abriter les gens qui sont devenus fous de ne plus jamais voir d'arbres"

James Thurber

A Manu,

Pour son amour, son intelligence, son humour, son soutien, sa patience...pour tout ce qu'il est et tout ce qu'il représente pour moi...

A Meriem,

Pour tout...

A mes parents,

Pour leur indéfectible soutien et leur présence à tout moment...

Et à tous ceux dont j'ai croisé le chemin avant et pendant ma thèse et qui savent que, sans eux, je n'y serais pas arrivée...

Table des matières

Introduction générale.....	1
1. Les forêts tropicales humides comme objet d'étude	1
2. La biodiversité et l'intérêt d'étudier la diversité fonctionnelle	2
3. Les traits fonctionnels et les stratégies écologiques des espèces	3
4. Les arbres, des organismes géants et longévifs.....	3
5. La biomécanique pour étudier sécurité « passive » de la structure et réactions au microclimat mécanique	4
6. Le choix du stade juvénile.....	5
7. Construction de ce travail de thèse.....	7
7.1 Les hypothèses	7
7.2 Les questions	8
7.3 Les objectifs	8
7.4 L'organisation du manuscrit.....	9
Chapitre I : Synthèse bibliographique	13
1. Contexte environnemental.....	13
1.1. La forêt tropicale humide : des écosystèmes emblématiques pour la protection de la nature.....	13
1.1.1. Situation géographique et types forestiers	13
1.1.2. Caractéristiques macro- et microclimatiques	14
1.2. La Guyane française.....	17
1.3. La station de Paracou	17
1.3.1. Histoire et situation géographique.....	18
1.3.2. Mise en place du dispositif.....	20
1.3.3. Utilisation du dispositif dans ce travail	21
2. Diversité fonctionnelle et stratégies écologiques, éléments généraux d'écologie	23
2.1. La diversité fonctionnelle à la base de l'étude des écosystèmes et des communautés	23
2.2. Les traits, éléments de base de l'étude de la diversité fonctionnelle.....	24
2.3. Trade-offs, syndromes de traits et stratégies écologiques.....	25
2.4. L'exemple de la tolérance à l'ombre pour les arbres de forêt tropicale humide	30
3. Caractéristiques de la fonction de soutien chez les arbres, géants végétaux. Eléments de biomécanique utiles avant d'aborder la question des stratégies écologiques et de la diversité fonctionnelle biomécanique.	34
3.1. La mécanique appliquée aux arbres	34

3.1.1. Les poutres en flexion	34
a) Définition de la structure.....	34
b) Loi de comportement des matériaux.....	35
c) La flexion, définition et conséquences.....	37
d) Etats critiques ou limites, sécurité, flambement	39
e) Modéliser la flexion induite par la croissance en masse	41
3.1.2. Les propriétés mécaniques du bois.....	41
a) La densité et ses variations.....	41
b) Le module longitudinal d'élasticité, sa mesure et son estimation	42
c) Le bois, un matériau précontraint.....	46
3.1.3. Forme et stabilité.....	47
a) La forme des arbres et sa modélisation	47
b) Le modèle de Greenhill (1881).....	48
3.2. Défis et contraintes de la vie d'un arbre, écologie et processus biomécaniques physiologiques.....	51
3.2.1. Les processus de réorientation	51
a) Les tropismes	51
b) Les processus régulateurs	52
c) Les processus moteurs.....	53
d) Les bois de réaction	53
e) Modéliser l'efficacité du redressement	54
f) Existe-t-il une diversité fonctionnelle des paramètres des réactions gravitropiques ?	56
g) Le rôle de la lumière	57
3.2.2. Les processus de perception et de réponse aux sollicitations mécaniques.....	58
a) Notion de sollicitation mécanique et perception par les végétaux.....	58
b) Les réponses observées	59
c) Expression des processus de mécanoperception dans des conditions représentatives des jeunes arbres en peuplement dense hétérogène	60
3.2.3. Fonction écologique des processus biomécaniques physiologiques.....	61
a) Cadre général de l'étude écologique des processus	61
b) Fonctions écologiques des tropismes.....	63
c) Fonctions écologiques des processus de perception des signaux mécaniques.....	63

4. Etat de l'art sur les stratégies de développement des jeunes arbres en sous-bois tropical humide, conséquences sur la stabilité et le maintien de la verticalité	65
4.1. Investissement et positionnement de la surface assimilatrice	65
4.1.1. Allométrie avec les structures de soutien	66
4.1.2. Distribution verticale et horizontale, excentrement	67
4.2. Relations entre croissances en hauteur et en épaisseur	69
4.3. Marge de sécurité vis-à-vis du flambement	70
4.4. Conclusions et perspectives	72
Chapitre II : Diversité et plasticité de la réalisation de la fonction de soutien.....	77
1. Introduction générale.....	77
2. How to determine sapling buckling risk with only a few measurements.....	78
2.1 Introduction	78
2.2 Materials and methods	81
2.2.1. Greenhill's model.....	81
2.2.2. Plant material and measurements.....	83
2.2.3. Data analysis	84
a) Variance analysis of log-transformed variables.....	84
b) Finding proxies or mean estimations to avoid destructive measurements.....	85
c) Testing the simplifications of the model.....	85
2.3 Results	86
2.3.1. Practical calculation of the constant c_v (root of a Bessel function).....	86
2.3.2. Analysis of variance of log-transformed factors	86
2.3.3. Estimations of the four factors according to the results of the analysis of variance	87
2.3.4. Are trees cylindrical with a homogeneous distribution of biomass?	88
2.3.5. Testing simplifications of the model.....	90
d) Comparisons between models.....	90
e) Ranking of species	91
f) Predicting degree of self-support.....	92
2.4 Discussion	93
3. Species differ in mechanical design safety and plasticity, relatively to ecological strategies in the tropical rain forest understory	97
3.1 Introduction	97
3.2 Materials and Methods.....	99

3.2.1. Study site	99
3.2.2. Plant material and measurements	100
3.2.3. Description of the environment.....	101
3.2.4. Computation of the stability of individual saplings in both samples	102
3.2.5. Statistical analysis and definition of traits.....	104
3.3 Results	104
3.3.1. Description of the environmental and ecological preferences of species	104
3.3.2. Variations of the risk factor between species, and sensitivity to size and environment.....	104
3.3.3. Do interspecific differences in mechanical risk depend mainly on geometry, wood stiffness, structural load or sapling form?	105
3.3.4. Organization of the different traits and trade-off	107
3.4 Discussion	108
3.5 Supplementary material.....	112
3.5.1. Appendix A: Detailed computation of buckling risk factor	112
3.5.2. Appendix B: Correlation matrix between sapling buckling risk and its components.....	113
3.5.3. Appendix C. Principal Component Analysis of species traits concerning buckling risk and shade tolerance	114
4. Conclusion générale	114
Chapitre III : Diversité des performances gravitropiques à l'échelle d'une communauté, intégration dans la notion de stratégies biomécaniques	119
1. Introduction générale.....	119
2. A new biomechanical approach for plant community studies based on both performance and safety.....	120
2.1 Introduction	120
2.2 Material and methods	122
2.2.1. Study site	122
2.2.2. Plant material and measurements	122
2.2.3. Saplings mechanical risk.....	124
2.2.4. Description of the environment.....	129
2.3 Results	129
2.3.1. Verticality and curvature differ among species.....	129

2.3.2. Saplings react against gravity with great differences of gravitropic performances among species	130
2.3.3. Basic and synthetic parameters are species-specific or not.....	131
2.3.4. Disturbance rate, buckling risk and gravitropic performance are linked, and linked with the species ecological preferences	131
2.4 Discussion	132
3. Réaction gravitropique et croissance en conditions naturelles : suivi de jeunes arbres durant deux ans, confirmation de la supériorité des performances gravitropiques des espèces les moins tolérantes à l'ombre	136
3.1 Introduction	136
3.2 Matériel et méthodes	137
3.2.1. Matériel végétal.....	137
3.2.2. Mesures effectuées et traitement des données.....	137
3.3 Résultats et discussion.....	138
3.3.1. La croissance radiale est faible mais conforme aux comportements attendus des espèces.....	138
3.3.2. L'évolution de l'inclinaison confirme l'existence de réactions gravitropiques, inférée d'après les modèles biomécaniques	139
3.3.3. La définition d'un indice de perturbation-réaction confirme les plus fortes performances gravitropiques des héliophiles	140
3.4 Conclusion.....	141
4. Conclusion générale	142
Chapitre IV: Adaptation de la croissance à l'environnement mécanique, existe-t-il des différences de sensibilité entre espèces ?	145
1. Introduction générale.....	145
2. Is thigmomorphogenesis a key physiological process associated with the diversity of tree biomechanical growth strategies? Experiment with staked saplings in a tropical rain forest understorey	146
2.1 Introduction	146
2.2 Material and methods	148
2.2.1. Study sites	148
2.2.2. Sampling method.....	148
2.2.3. Staking and measurements	149
2.2.4. Data analysis	150

2.3 Results	151
2.3.1. Saplings growth.....	151
2.3.2. Slenderness ratio	152
2.3.3. Slenderness ratio variations.....	152
2.3.4. Staking effects	152
2.4 Discussion	153
3. Conclusion générale	156
Conclusion générale et perspectives	159
1. Contexte de l'étude.....	159
2. Apports et perspectives méthodologiques pour les études biomécaniques à l'échelle des communautés.....	160
3. La variabilité inter- et intra- spécifique des traits	161
4. Traits, stratégies biomécaniques et tempéraments écologiques	162
5. Analyse expérimentale de la diversité de sensibilité à l'environnement mécanique	163
6. Perspectives	164
Bibliographie	169
Annexes	191
1. Annexe A : Etablissement de la formule de calcul de la hauteur critique de flambement d'une poutre.....	191
2. Annexe B : Récapitulatif des traits des espèces utilisées	197

Introduction générale

Introduction générale

1. LES FORETS TROPICALES HUMIDES COMME OBJET D'ETUDE

La prise de conscience actuelle de la nécessité de protéger et gérer durablement notre environnement provoque une demande politique pour les études scientifiques portant sur l'écologie (Convention sur la diversité biologique 2006). La discipline scientifique appelée « **écologie** » consiste en l'étude des écosystèmes et donc de toutes les interactions entre les êtres vivants, d'une part, et entre ces êtres vivants et leur environnement ou habitat, d'autre part (Frontier *et al.* 2004). L'objectif, comme pour toute discipline scientifique, est d'abord de découvrir puis de comprendre ces fonctionnements et ce afin d'apprendre comment préserver voire restaurer les écosystèmes. La complexité d'une telle discipline tient au grand nombre de facteurs (espèces animales, végétales, paramètres environnementaux) impliqués dans les mécanismes à analyser. Les scientifiques abordent donc ces problématiques au travers de questions ciblées, et volontairement réductrices, tout en gardant autant que possible à l'esprit la nécessité d'intégrer questions et résultats dans un ensemble pour répondre aux demandes des experts et des ingénieurs. Ma thèse s'est déroulée au sein de l'UMR EcoFoG¹, en Guyane française, où le thème central de recherche porte sur les relations entre **biodiversité végétale** et **fonctionnement de l'écosystème forestier tropical humide**, en vue de contribuer à l'élaboration de modes de gestion et d'exploitation durables (EcoFoG 2003). Plusieurs domaines de recherche et plusieurs échelles d'étude (des écosystèmes à l'échelle régionale à la biologie de l'organisme) sont ainsi combinés au sein de cette UMR dans le but d'avoir une vision globale et intégrative du fonctionnement de l'écosystème.

Depuis la conférence de Rio², en 1992, les **forêts tropicales humides** ont pris une place privilégiée dans les discours et les actions concernant la protection de la nature et de la biodiversité. La forêt tropicale humide est effectivement un objet d'étude particulièrement adapté à cette problématique car parmi les écosystèmes ayant la plus forte biodiversité (Richards *et al.* 1996; Puig 2001) (leurs caractéristiques seront développées dans la 1^{ère} partie du chapitre de synthèse bibliographique). D'après l'Institut Français de la Biodiversité³, « Les forêts tropicales, à elles seules, abritent quelque 50% de tous les vertébrés connus, 60% des

¹ Unité Mixte de Recherche « Ecologie des Forêts de Guyane » <http://ecofog.cirad.fr/fr/>, cette unité regroupe le CIRAD, le CNRS, l'INRA, l'ENGREF (AgroParisTech) et l'Université Antilles-Guyane.

² <http://www.un.org/french/events/rio92/rio-fp.htm>

³ <http://www.gis-ifb.org>

essences végétales et peut-être 90% des espèces totales de la planète ». Cette forte biodiversité serait liée à une stabilité des conditions environnementales à travers le temps, ce qui a permis l'installation et l'évolution de systèmes complexes de cohabitation entre espèces. Actuellement, la FAO⁴ considère que seuls 27% des forêts sont encore « primaires » (exemptes d'impacts anthropiques sévères) à travers le monde, les mythiques « forêts vierges ». Par ailleurs, la FAO prévoit aussi que, d'ici à 2020, le quart de la biodiversité de la planète pourrait avoir disparu si les habitudes humaines ne sont pas modifiées sérieusement (Convention sur la diversité biologique 2006).

2. LA BIODIVERSITE ET L'INTERET D'ETUDIER LA DIVERSITE FONCTIONNELLE

La **biodiversité**, et surtout la compréhension des mécanismes sous-jacents sont donc des sujets d'étude vastes et très importants. Les scientifiques cherchent notamment à comprendre comment autant d'espèces peuvent coexister dans un même environnement, et ce en dépit des lois de la compétition qui devraient logiquement mener à l'exclusion progressive des espèces les moins adaptées (Gause 1934). Les **écosystèmes** sont définis par un ensemble de conditions environnementales dans lesquelles vivent des **communautés**, ou peuplements, qui sont des regroupements de **populations**, définies comme l'ensemble des individus d'une même **espèce** se partageant un même milieu (Frontier *et al.* 2004). Les individus de même niveau trophique, dans un écosystème donné, diffèrent donc selon l'espèce à laquelle ils appartiennent, leur stade de développement et leur environnement donc les conditions précises dans lesquelles ils se développent au sein de cet écosystème. Les capacités et les besoins variables entre individus (selon leur espèce, leur âge, leur environnement immédiat) induiraient un partage des ressources et de l'espace, avec éventuellement des interactions positives ou négatives (du mutualisme au parasitisme) (Dajoz 2000). Les réflexions actuelles sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes insistent sur la nécessité d'étudier conjointement la diversité génétique (au niveau des individus ou des espèces) et la **diversité fonctionnelle** des organismes (Loreau *et al.* 2001). La réalisation des processus biologiques fondamentaux du cycle de vie (installation, développement, reproduction) impliquent l'acquisition des ressources nécessaires (transfert d'énergie et des éléments constitutifs de la matière) ainsi que l'adaptation aux conditions environnementales et à leurs éventuelles variations. La diversité fonctionnelle traduit la diversité de **performances** des organismes

⁴ Food and Agriculture Organisation of the United Nations : <http://www.fao.org>

dans la réalisation de ces processus et de chaque fonction sous-jacente, dans un milieu donné, à un stade de développement précis.

3. LES TRAITS FONCTIONNELS ET LES STRATEGIES ECOLOGIQUES DES ESPECES

Ces performances sont évaluées par les valeurs que prennent les **traits fonctionnels** relatifs à chaque fonction donc les caractéristiques individuelles pour chaque processus de fonctionnement et de développement (Violle *et al.* 2007). Le terme « performance » correspond à la valeur d'un trait dans un contexte précis. La valeur maximale de ce trait est en revanche appelée « **capacité** » et correspond à la valeur atteinte en conditions idéales de réalisation de la fonction pour un individu à un stade de développement donné (pratiquement, les capacités sont mesurées en conditions contrôlées, en dehors de toute compétition, alors que les performances le sont en conditions naturelles). L'intérêt des mesures de capacités est d'éliminer la variabilité environnementale et de s'approcher des processus physiologiques fondamentaux qui régissent le fonctionnement de la plante. Selon les préférences écologiques d'une espèce, donc selon l'affinité des individus pour une combinaison donnée de conditions de développement (Oldeman & Van Dijk 1991), les performances seront plus ou moins bonnes et, pour certaines fonctions, une préférence sera donnée au maintien d'une valeur de base, ce qui induit la notion de **sécurité**. Pour clarifier ces notions, prenons l'exemple des jeunes arbres en sous-bois tropical humide, où la lumière est fortement limitante et stratifiée verticalement et horizontalement (Chazdon & Fetcher 1984). Ils expriment soit de fortes performances de croissance, soit de forts taux de sécurité quant à la survie selon s'ils appartiennent à des espèces nécessitant beaucoup ou peu de lumière pour réaliser leur cycle de vie (Poorter & Kitajima 2007). Il existe donc des compromis entre traits fonctionnels selon les conditions environnementales et les préférences écologiques des espèces. L'ensemble des valeurs que prennent les différents traits fonctionnels ainsi que les compromis existant entre ces traits pour une espèce donnée définissent sa **stratégie écologique**. Cette notion, centrale dans cette thèse, ainsi que les concepts attenants feront l'objet d'un développement plus complet dans la 2^{nde} partie du chapitre de synthèse bibliographique.

4. LES ARBRES, DES ORGANISMES GEANTS ET LONGEVIFS

Les arbres sont des **structures immenses** et leur croissance fait augmenter leur taille (masse ou volume) d'un facteur 10^5 entre le stade de régénération et la fin de vie. Ce gigantisme et cette **variation importante de taille** au cours de développement sont très caractéristiques des arbres. Etudier les arbres et en caractériser le fonctionnement implique donc nécessairement

d'en préciser le **stade de développement**. De même, cette taille rend impossible de négliger la **contrainte physique de la gravité** : plus les organismes sont grands, et donc lourds, et plus la gravité est contraignante sur leur développement et leur fonctionnement. Ces structures géantes et longévives doivent donc assurer, entre autres, leur **fonction de soutien** tout au long de leur vie, ce qui est un défi mécanique.

Identifier, et définir, les stratégies de développement des arbres nécessite de connaître les contraintes et conditions propres à chaque stade de développement et ainsi les fonctions plus particulièrement sensibles de ces stades. Dans les premières phases du cycle de vie, au **stade plantule**, les individus font face à une très forte mortalité (Clark & Clark 1992) puis ceux qui survivent atteignent le **stade juvénile** durant lequel il faut parvenir à être recruté donc intégré durablement au peuplement pour ainsi atteindre la phase de maturité et le **stade adulte**, la reproduction, but biologique d'une vie, devient alors possible. Tout au long de ce cycle, un point nous intéresse plus particulièrement dans ce travail de recherche : la **performance et la sécurité dans la réalisation de la fonction de soutien**. Les arbres, durant leur développement, progressent verticalement vers la canopée car y sont disponibles des niveaux de lumière supérieurs. Les arbres étant des structures élancées (nettement plus longues que larges), le soutien de telles structures et le **maintien d'une direction de croissance** sont des fonctions fondamentales de la vie des arbres en couvert forestier. Leur étude relève de la biomécanique, science qui mêle mécanique des solides et facteurs biologiques sous-jacents aux processus étudiés. Les **stratégies biomécaniques** de développement sont donc des éléments clés du fonctionnement de ces organismes.

5. LA BIOMECHANIQUE POUR ETUDIER SECURITE « PASSIVE » DE LA STRUCTURE ET REACTIONS AU MICROCLIMAT MECANIQUE

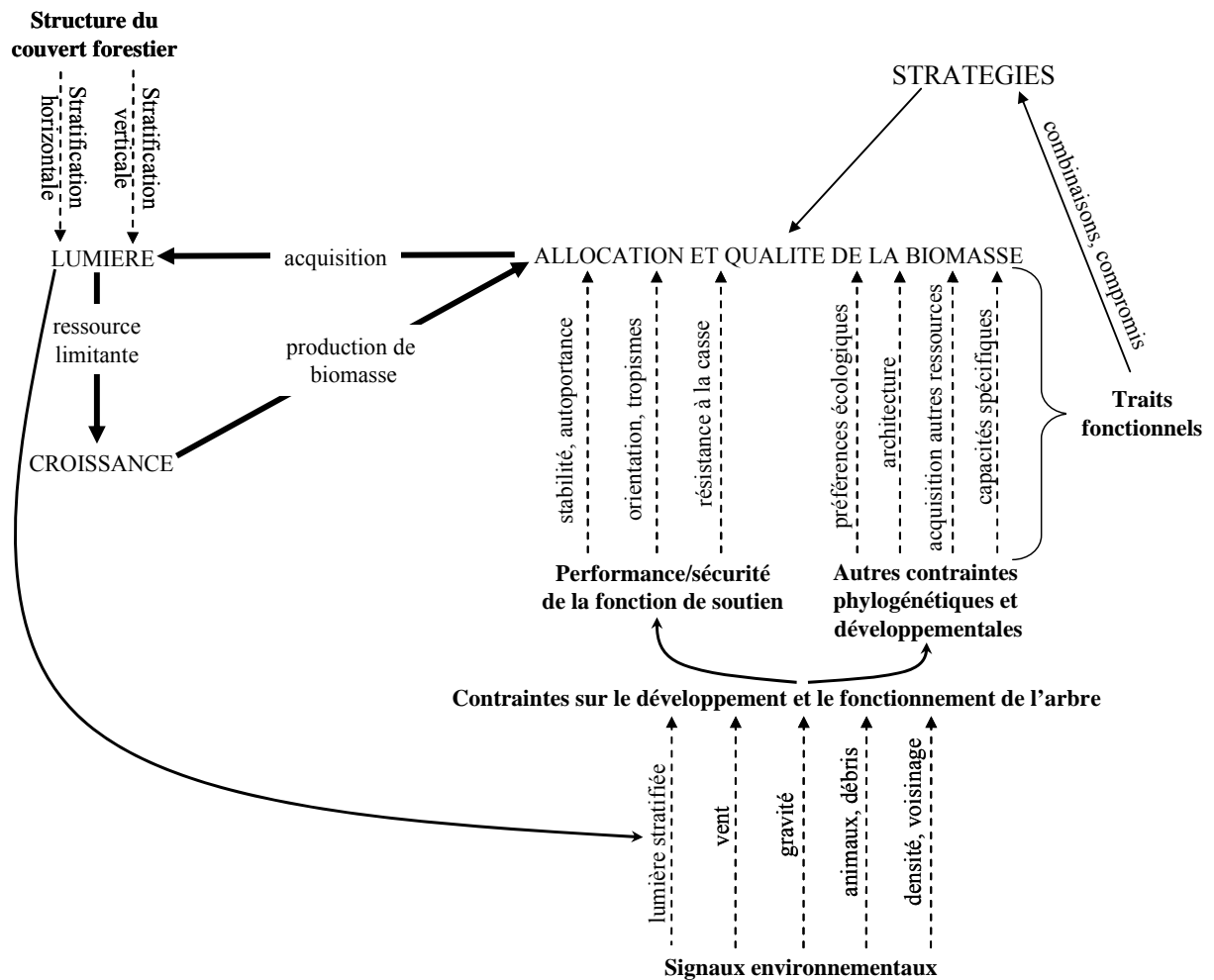
A une échelle donnée (plante entière, section, cellule...), la **mécanique** permet d'étudier des variables de sécurité ou de mouvement selon les caractéristiques propres aux échelles inférieures: propriétés mécaniques de la structure (selon ses composantes), dimensions, géométrie, conditions aux limites et chargement. A l'échelle du système de **soutien aérien** de l'arbre, qui est celle de notre travail, on peut répondre aux questions suivantes : l'arbre est-il loin ou non de l'effondrement ? L'arbre est-il ou non en train de se plier ou au contraire de pousser érigé en défiant la pesanteur ? De plus, il est possible d'analyser la variabilité des réponses en distinguant les contributions respectives de la géométrie et du chargement d'une part, des propriétés du bois d'autre part. Un premier niveau de connaissances biologiques permet de déterminer les valeurs ou gammes de valeurs possibles pour chacun des paramètres

selon les conditions de l'étude. Le **problème biomécanique** est ainsi posé. Mais la biomécanique peut aller bien au delà de la simple analyse des conséquences mécaniques de la **variabilité biologique** constatée des formes ou des propriétés des tissus en abordant des **processus biologiques de régulation**, *i.e.* les adaptations morphologiques et physiologiques de la structure à son environnement et à ses contraintes mécaniques. Dans le cas des végétaux, il existe un processus de régulation de l'orientation dans le champ de gravité appelé **gravitropisme** et des **processus d'acclimatation de la croissance aux sollicitations mécaniques** comme les vents permanents. Ces notions et ces processus seront présentés dans la troisième partie de la synthèse bibliographique. Les modélisations biomécaniques permettent d'une part d'étudier les **moteurs de ces processus**, c'est à dire par exemple la façon dont l'organisme produit l'énergie mécanique nécessaire à sa réorientation. Elles permettent aussi de donner un sens fonctionnel à l'acclimatation en montrant par exemple que les modifications de croissance sous l'action du vent permettent à la plante de **réguler sa sécurité** (Mouliat *et al.* 2006). Ce second type d'approche a suscité un grand nombre d'approches de type « optimal design » visant à expliquer les morphologies observées sous l'hypothèse qu'elles sont *a priori* mécaniquement optimales (Mouliat & Fournier 1993; Mattheck 1995). Dans notre travail, les modèles biomécaniques vont servir à définir des **traits biomécaniques de sécurité et de performance**. L'étude de ces traits en conditions naturelles permet ainsi la définition des stratégies biomécaniques de croissance en lien avec la fonction de soutien et donc de stabilité mécanique. Cette étude implique le choix d'un stade de développement durant lequel cette fonction est critique afin de pouvoir observer des stratégies contrastées.

6. LE CHOIX DU STADE JUVENILE

Cette thèse se focalise sur l'étude des arbres au **stade juvénile en sous-bois tropical humide**. En effet, la stabilité mécanique est une contrainte majeure à deux stades de développement de l'arbre. Au stade sénescence, l'arbre meurt par effondrement mécanique (ruine). La biomécanique devrait permettre d'évaluer la probabilité de chablis en fonction de l'environnement (sollicitation du vent) au travers de traits de sécurité. Ces traits seraient liés à la morphologie (la taille est certainement au premier ordre) mais aussi à la réduction, voire la disparition, de sa croissance et de ses fonctions de régulation et de réponse à l'environnement et de résistance aux pathogènes. L'autre stade concerné est celui des arbres juvéniles. Une fois dépassé le stade plantule, avec sa forte mortalité, les arbres sont alors en phase de forte croissance et d'**installation durable** dans le peuplement. La **compétition pour la lumière** est

forte car chacun veut rejoindre les strates supérieures mieux éclairées. La croissance en hauteur devient donc un paramètre *sine qua non* de réussite de l'installation. La stabilité mécanique est menacée par de forts élancements dus à la nécessité de produire des structures hautes avec peu de ressources (Küppers 1989). Le stade juvénile a été choisi pour ce travail pour des raisons pratiques et pour l'intérêt que représente cette phase clé du développement dans la vie de l'arbre et le fonctionnement de la forêt.



Schématisation du contexte de l'étude. Le développement aérien des jeunes arbres est conditionné par la lumière en tant que ressource limitante et fortement stratifiée de par la structure du couvert forestier et en tant que signal environnemental qui s'ajoute aux autres signaux. Ces signaux jouent sur le développement et le fonctionnement des jeunes arbres et leur permettent de percevoir et de répondre à leurs conditions de développement. Les réponses observées sont le résultat de combinaisons de valeurs de traits fonctionnels, ou stratégies, dépendant de contraintes phylogénétiques (préférences de l'espèce pour un milieu, modèle architectural, capacités) en lien avec les nécessités biologiques d'acquisition de toutes les ressources nécessaires pour croître et survivre. Parmi ces nécessités, nous étudions celle

d'assurer la stabilité de la structure et le soutien des surfaces d'acquisition de la lumière, et de gérer l'orientation de l'ensemble selon les signaux environnementaux.

7. CONSTRUCTION DE CE TRAVAIL DE THESE

7.1 Les hypothèses

L'ensemble des considérations précédentes ont mené à la formulation de différentes hypothèses de travail. Tout d'abord, l'hypothèse est faite que les efforts mécaniques dus à la gravité sont des contraintes importantes pour la croissance en hauteur des arbres juvéniles en sous-bois, qui est déterminante pour l'acquisition de la lumière. Dans le cadre général de la définition des stratégies écologiques, nous cherchons alors à définir les **traits biomécaniques** de l'espèce c'est-à-dire la façon dont les arbres réussissent leur croissance en hauteur à **stabilité mécanique suffisante** (sécurité) et à **moindre coût en allocation de biomasse aux structures de soutien**. Le gravitropisme, en tant que processus de maintien de l'orientation, est supposé jouer un rôle clé avec des performances potentiellement variables en fonction de l'environnement et de l'augmentation de taille et du poids propre due à la croissance.

Une fois définie une série de traits, il s'agira de les mesurer, au niveau individuel, pour détecter des **différences spécifiques de comportement**. Les différences entre espèces sont supposées liées au fait que, dans un couvert donné, hors perturbation, les espèces tolérantes à l'ombre, donc capables de survivre en position d'attente, adoptent une sécurité mécanique plus grande que les moins tolérantes qui cherchent à survivre en montant aussi vite que possible dans les strates supérieures plus éclairées au détriment de leur sécurité mécanique.

Chaque trait de l'espèce peut être un caractère moyen. Il faut alors prendre garde à définir des caractéristiques mécaniques peu sensibles aux effets de taille physiquement prévisibles (par exemple une rigidité de tige varie à la puissance 4 du diamètre, donc mieux vaut prendre un module d'élasticité du matériau homogène équivalent (voir la 3^{ème} partie de la synthèse bibliographique)). Outre ces effets de taille, la moyenne n'est pas forcément pertinente car les variations du caractère avec l'**ontogenèse** ou avec l'environnement peuvent être écologiquement plus significatives que la valeur du trait elle-même. Malgré le problème d'une complexification rapide des protocoles, l'étude de l'évolution de la valeur du trait au cours de l'ontogenèse ou de sa **plasticité à l'environnement** nous semble indispensable pour les arbres dont les caractéristiques majeures sont la pérennité et le gigantisme. Nous supposons également des différences d'efficience entre espèces, c'est-à-dire des différences de valeur de traits rapportée à la biomasse (ou croissance en biomasse) allouée au soutien. Les espèces

sont également supposées posséder des **capacités** différentes pour les fonctions et processus étudiés, en particulier des capacités de **réaction gravitropique** sous inclinaison artificielle, ou des capacités de **réaction thigmomorphogénétique** en contrôlant les efforts mécaniques perçus par la plante (que l'on peut limiter au maximum par le biais d'un tuteurage/haubanage ou au contraire stimuler).

7.2 Les questions

Les questions qui se posent alors sont :

- Comment définir la stratégie biomécanique de l'espèce au stade juvénile, avec un **jeu de traits fonctionnels** facilement mesurables à l'échelle de l'individu ?
- Quelles sont les **stratégies biomécaniques des espèces** ? Peut-on les rattacher aux grands axes des **stratégies écologiques** des arbres tropicaux relatifs à la tolérance à l'ombre ou au caractère plus ou moins pionnier ? Existe-t-il d'autres paramètres (milieu proche, histoire du peuplement, perturbations) qui discriminent mieux les différences entre individus que la simple appartenance à une espèce ?
- A quels caractères peut-on associer préférentiellement **les variations de traits et les différentes stratégies** : à des différences de vitesse de croissance, de qualité des bois, d'allocation de croissance entre bois et autres compartiments ?
- Que peut-on attendre d'une **étude écophysiologique** plus classique (étude expérimentale des réponses à des processus en conditions d'environnement et de stimulus contrôlées pour mesurer des traits de capacité) en complément des **observations en conditions naturelles** ?

7.3 Les objectifs

Les objectifs de cette thèse sont donc :

- de définir un cadre théorique pour la **définition de traits biomécaniques** mesurables à l'échelle d'une diversité d'espèces, en conditions naturelles
- de mettre en évidence, par une approche descriptive à l'échelle du peuplement, une **diversité de stratégies de croissance** définies par les structures de variations des traits biomécaniques définis
- et de mettre en place des **expérimentations et des études directes des processus**, qui contribuent à éclaircir leur rôle dans les stratégies de croissance.

7.4 L'organisation du manuscrit

Le présent document se compose de cinq parties, dont les trois centrales font ou feront l'objet de quatre publications scientifiques. Je présente tout d'abord une synthèse bibliographique permettant une introduction plus complète du contexte de l'étude, des notions d'écologie et de biomécanique et de la problématique de ce travail de recherche. Puis les trois parties suivantes restituent les travaux menés et les résultats obtenus durant ce travail de thèse. La première porte sur la notion de stabilité de l'arbre et la diversité de la réalisation de la fonction de soutien (cette partie est subdivisée en deux articles scientifiques). La seconde concerne la diversité des performances gravitropiques. La troisième présente les travaux effectués sur la sensibilité de deux espèces à leur environnement mécanique. Enfin une cinquième partie fait la synthèse des résultats obtenus et des objectifs et perspectives faisant suite à ces travaux.

Chapitre I

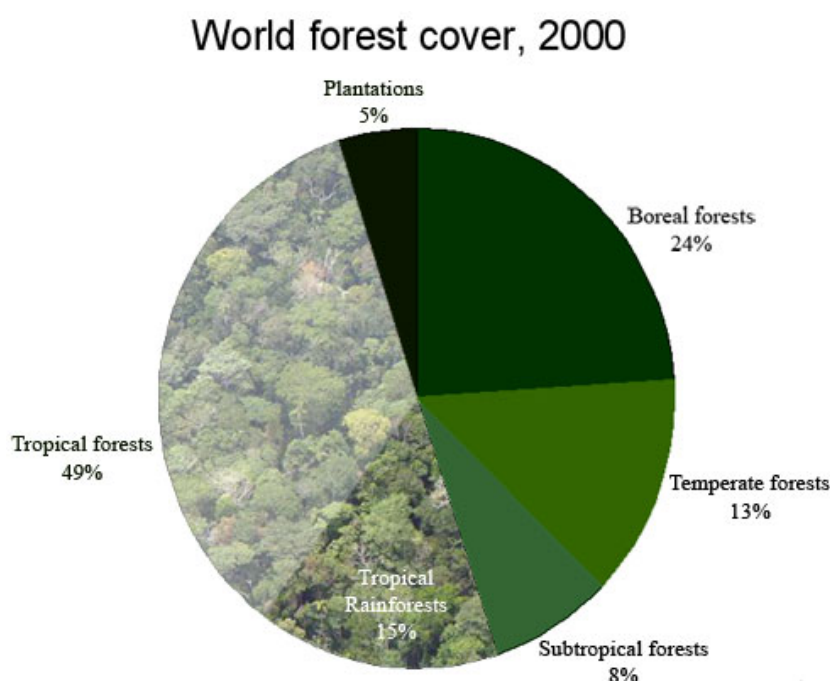
Chapitre I : Synthèse bibliographique

1. CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL

1.1. La forêt tropicale humide : des écosystèmes emblématiques pour la protection de la nature

1.1.1. Situation géographique et types forestiers

Le couvert forestier mondial est de 40 millions de km² soit environ 30% des terres émergées selon la FAO¹ (2005). Cette surface se divise en différents types de forêts (Figure 1.1) dont les forêts tropicales qui en représentent 49% et se répartissent en trois principaux blocs : Africain, Sud-Américain et du Sud-est Asiatique. Le plus important est le Sud-Américain avec 9 millions de km². Les forêts tropicales regroupent, selon les auteurs, les forêts tropicales humides, sèches, arborées de savane, d'altitude et la mangrove, ce qui constitue une large gamme d'environnements. La forêt tropicale humide, qui nous intéresse plus particulièrement, occupe environ 5% de la surface terrestre émergée (Figure 1.2), ce qui représente 6 millions de km². Ces différents types de forêts sont compris entre les latitudes 22.5° Nord et 22.5° Sud donc entre les Tropiques du Capricorne et du Cancer. Cette situation intertropicale détermine le climat des forêts tropicales humides.



¹ Food and Agriculture Organisation of the United Nations : <http://www.fao.org>

Figure 1.1. Proportions des différents types de forêts pour l'ensemble du couvert forestier mondial. Les forêts tropicales humides (tropical rainforest) sont un sous-ensemble des 49% représentés par les forêts tropicales sur ce schéma. Copyright Mongabay.com.

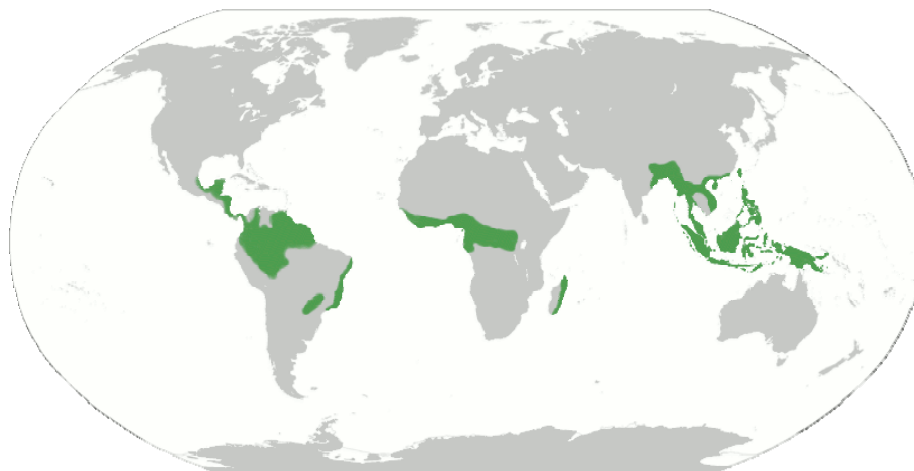


Figure 1.2. Distribution mondiale de la forêt tropicale humide sur les trois blocs où s'étalent les forêts tropicales. Copyright Mongabay.com.

1.1.2. Caractéristiques macro- et microclimatiques

La situation géographique des forêts tropicales humides entraîne une certaine constance sur de nombreux paramètres climatiques importants dans le fonctionnement des végétaux. La lumière, la température et l'humidité influent sur le fonctionnement photosynthétique et sur les cycles de vie des végétaux. Des ouvrages de référence comme ceux de Paul W. Richards (1996) ou Henri Puig (2001) fournissent des données climatiques pour ces forêts tropicales humides. La distribution de part et d'autre de l'Equateur fait que la durée du jour est relativement stable avec, au maximum, une variation annuelle de 2h, pour les zones tropicales humides les plus éloignées de l'Equateur. Le climat annuel est modulé par la nébulosité de l'atmosphère, liée à la circulation de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). La ZIC est une masse d'air ascendant par convection due à l'intensité de l'énergie solaire. Cette ZIC se décharge régulièrement en fortes averses (3 à 4000 mm.an⁻¹) qui génèrent la forte humidité caractéristique des forêts tropicales humides (70-90%). La ZIC se déplace au cours de l'année, induisant ainsi une alternance de saisons sèche et humide.

Chacun des paramètres climatiques présentent, en plus des variations macroclimatiques plus ou moins marquées annuellement et journallement, des variations microclimatiques en forêt. Ces microclimats sont liés à la forte densité végétale de ces forêts (jusqu'à 50 m².ha⁻¹ de

surface terrière² et, en moyenne, entre 300 et 700 arbres.ha⁻¹ de diamètre à 1.30 m supérieur à 10 cm (Puig 2001)) et à leur grande diversité spécifique et par conséquent morphologique (arbres, palmiers, lianes, épiphytes, herbacées...) (Blanc 2002). Cet enchevêtrement de structures végétales crée une sorte de filtre, notamment de la lumière, et génère donc des gradients verticaux de conditions climatiques. Ces gradients verticaux sont à la fois le résultat et la source de la structure verticale de la forêt. Des paliers peuvent apparaître sur ces gradients selon la stratification végétale de la forêt mais les profils restent proches (Oldeman 1974). Cette stratification verticale graduelle entre canopée (située en moyenne entre 25 et 45m au-dessus du sol) et sous-bois est doublée d'une hétérogénéité horizontale due à la dynamique forestière et notamment aux chutes d'arbres (ou chablis) qui créent des ouvertures allant de la tâche de lumière à la véritable clairière (Chazdon & Fetcher 1984; Chazdon 1988). Ces ouvertures apportent des conditions microclimatiques intermédiaires entre celles de la canopée et du sous-bois et permettent l'émergence d'espèces nécessitant de telles conditions pour germer et grandir. Selon la taille de la trouée, la fermeture va se faire plus ou moins vite ce qui apporte encore un nouveau paramètre dans l'hétérogénéité microclimatique de la forêt. Ce type de perturbation affecte chaque année environ 1% de la surface forestière tropicale humide et est le principal moteur de sa régénération (Oldeman 1990). Ainsi, à un instant t, environ 5 à 10% de la surface est considérée comme perturbée, selon la forêt considérée (Baraloto, comm. pers.).

La quantité d'énergie lumineuse reçue par le couvert forestier varie annuellement entre 40 000 et 60 000 Joules/cm² (exemple d'une forêt Guyanaise tiré de (Puig 2001)), en fonction des saisons. Les variations journalières dépendent également de la nébulosité atmosphérique et peuvent avoir une amplitude importante, principalement en saison des pluies. La stratification verticale de la forêt fait que seuls 0.5 à 3% de cette intensité lumineuse parviennent au sol (Yoda 1974; Chazdon & Fetcher 1984). Oldeman (1972; 1974) et Yoda (1974) ont établi des profils des gradients verticaux d'éclairement entre canopée et sous-bois et il en ressort que, à 10 m du sol, l'intensité lumineuse est entre 5 et 15% environ de l'intensité totale parvenant à la canopée. En sous bois, le gain en énergie lumineuse par unité de croissance en hauteur est donc évident. Puig (2001) rapporte que la lumière, en plus d'être très nettement moins intense en sous-bois, est aussi différente en qualité (le rapport rouge clair/rouge sombre qui influe sur

² La surface terrière représente, pour un arbre, la surface de sa section transversale de tronc à 1.30 m du sol. Sa somme sur une unité de surface de sol (un hectare en général) renseigne sur l'occupation de ce sol par le peuplement. En milieu tempéré, un peuplement mature a une surface terrière de 15-25 m².ha⁻¹.

le fonctionnement photosynthétique est de 0.4 en sous-bois contre 1.2 au niveau de la canopée en moyenne) et la durée quotidienne d'éclairement est inférieure de quelques heures à celle de la canopée.

La température, en milieu tropical humide, a une amplitude annuelle faible d'environ 1°C autour d'une moyenne de 25°C, mais les variations journalières sont nettement plus importantes. L'amplitude thermique quotidienne, en Guyane, est par exemple de 6 à 8°C en saison des pluies et de 10 à 12°C en saison sèche. L'amplitude est notamment forte entre jour et nuit (Puig 2001). Au sein de la forêt, Blanc (2002) parle d'une variation allant jusqu'à 10°C entre sous-bois et canopée. Par contre, l'amplitude thermique quotidienne du sous-bois est nettement inférieure à celle de la canopée (moins de 5°C) (Puig 2001). Les conditions y sont plus stables car tamponnées par le reste du couvert forestier.

L'humidité de l'air est un autre facteur caractéristique du milieu tropical humide par ses fortes valeurs qui sont dues aux importantes précipitations combinées à des températures hautes. Les précipitations peuvent varier fortement selon la zone (zones à mousson comme en Inde ou zone plus sèche comme l'Afrique équatoriale). En Guyane française, les précipitations annuelle peuvent aller jusqu'à 4000mm d'eau avec des variations annuelles marquées par les saisons : jusqu'à 600mm par mois en saison des pluies et moins de 30mm en saison sèche (Hueck (1971) cité par (Puig 2001)). L'humidité de l'air varie donc entre 60 et 80% le jour et 95 et 100% la nuit selon les saisons. En forêt, le gradient vertical d'humidité entre canopée et sous-bois est provoqué par les gradients de lumière et de température, l'évapotranspiration des plantes, l'évaporation du sol et abouti aux valeurs suivantes : 90-95% d'humidité au niveau du sol contre 65-70% au-dessus de la canopée (Blanc 2002). Puig (2001) souligne que la canopée subit des vents variables pouvant être parfois violents alors que le vent est quasi-absent en sous-bois, ce qui module l'humidité. Blanc (Blanc 2002) précise aussi que les facteurs faisant que l'humidité est différente entre la canopée et le sous-bois sont qu'au niveau de la canopée, l'humidité varie avec l'ensoleillement alors qu'elle est relativement constante en sous-bois, de la rosée se dépose sur les feuilles de canopée ce qui n'est pas le cas sur les feuilles de sous-bois mais l'évaporation de l'eau, quelle que soit son origine, est plus rapide sur les feuilles de canopée. Un autre facteur varie entre canopée et sous-bois en conséquence des autres variations: la concentration en CO₂, qui est relativement constante à 350 ppm au niveau de la canopée alors qu'elle atteint jusqu'à 800 ppm en sous-bois.

Il est donc à noter que, malgré une constance certaine du climat équatorial humide, les variations microclimatiques susceptibles de jouer sur la croissance des arbres forestiers y sont fortes, avec en particulier un important gradient entre sol et canopée.

1.2. La Guyane française

Département français d'outre-mer de 84000 km² dont 96% sont recouverts de forêt (Barret & Vandé 2001), la Guyane française est le seul vaste massif forestier tropical administrativement européen. Le climat y est typiquement tropical humide (26.5°C, 3000mm de pluie, 75-85% d'humidité et 2200h d'insolation en moyennes annuelles et une durée moyenne de jour de 12h±20min). La circulation de la ZIC entraîne une saison « sèche » d'avril à mi-novembre suivie d'une saison dite « des pluies » interrompue en mars par une petite saison sèche appelée « petit été de mars ». La Guyane ne subit que des vents faibles atteignant rarement plus de 15 km.h⁻¹, mises à part quelques rafales durant les pluies allant jusqu'à 80 km.h⁻¹ (Météo France³).

La richesse en espèces d'arbres est très importante, avec environ 1200 espèces d'arbres (Barret & Vandé 2001). L'impact humain est en principe contrôlé par l'Office National des Forêts⁴ puisque la quasi-totalité de la forêt est domaniale. Il est limité aux zones les plus accessibles au Nord avec environ 1 million d'hectares de forêts aménagées pour l'exploitation de bois d'œuvre visant principalement à couvrir les besoins de la filière locale (60 millions de m³ de grumes par an, données ONF, publiées par l'IEDOM⁵). Ces aménagements sont fondés sur des diagnostics pré- et post-exploitation approfondis (Demenois & Brunaux 2005). Les abattis illégaux pratiqués par des populations rurales pauvres, tout comme l'activité aurifère soutenue par les politiques industrielles nationale et régionale, bien que symboliques du point de vue de la surface déforestée, provoquent des modifications et des pollutions sérieuses. Tout en présentant une forte variété de perturbations locales, ce patrimoine naturel est donc encore relativement peu fragmenté avec une dynamique naturelle peu impactée par les pratiques humaines. Il constitue donc un site d'étude exceptionnel. De nombreux organismes français de recherche scientifique sont installés en Guyane, parmi lesquels le Cirad (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) qui a établi la station de Paracou, sur laquelle se situent les sites utilisés dans cette thèse.

1.3. La station de Paracou

La majorité de ce qui est décrit dans ce paragraphe est tiré de l'ouvrage collectif « Ecology and management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term

³ http://www.meteofrance.com/FR/climat/clim_guyan.jsp

⁴ <http://www.onf.fr>

⁵ <http://www.iedom.fr/index.asp>

experimental research site in French Guiana » coordonné par Sylvie Gourlet-Fleury, Jean-Marc Guehl et Olivier Laroussinie (2004).

1.3.1. Histoire et situation géographique

La station de Paracou, dont la mise en place a commencé en 1982, a pour but l'étude, à longs termes, des impacts sylvicoles sur la forêt tropicale humide. Les différents degrés d'exploitation testés le sont pour évaluer les limites à ne pas franchir pour mener une exploitation durable. Les critères d'évaluation sont écologiques (ne pas perturber irréparablement la biodiversité) et forestier (optimiser la production). Ce site a été créé par le CTFT (Centre Technique Forestier Tropical) intégré ensuite au Cirad.

Le dispositif expérimental est situé à une latitude de 5°18' Nord et une longitude de 52°53' Ouest, son altitude est comprise entre 10 et 50m. Il est localisé à 50km au Nord-Ouest de Kourou et à 12 km au Sud de Sinnamary, soit 15 km à l'Ouest de l'océan Atlantique et 4 km à l'Est du fleuve Sinnamary (Figure 1.3) sur un domaine appartenant au Centre National d'Etudes Spatiales. Le support géologique est constitué de schistes de Bonidoro. La végétation forestière s'est développée sur des sols argileux à argilo-sableux à drainage superficiel représentatifs d'une partie de la Guyane septentrionale⁶. Le climat du site est décrit sur la Figure 1.4.

Du point de vue botanique, la richesse spécifique de la Guyane est supérieure à 140 espèces d'arbres (de plus de 10 cm de diamètre à 1.30 m) par hectare (Sabatier & Prévost 1989) et parmi les 1500 espèces d'arbres actuellement identifiées, aucune n'est réellement dominante. Dans la base de données de Paracou, parmi les 23450 individus vivants comptabilisés en 2003, trois familles émergent : Lecythidaceae (15.6% des individus identifiés), Caesalpiniaceae (13.7%) et Chrysobalanaceae (11.3%) (Morneau 2007). Cette forêt est définie comme appartenant au faciès à Caesalpiniacées défini par Sabatier et Prévost (1989). En termes de richesse, un regroupement d'études plus précisément ciblées sur ce site a fourni les données suivantes (Gourlet-Fleury *et al.* 2004): 546 espèces appartenant à 227 genres et 65 familles ont été identifiées parmi 17016 individus de diamètre à 1.30 m du sol (D_{130}) supérieur à 2cm. Pour les 2863 individus de $D_{130} > 10\text{cm}$, 318 espèces, 162 genres et 54 familles ont été identifiés.

⁶ Description largement inspirée de http://arlequin.cirad.fr/arlequin/rub_dispo/dispo_paracou/index.php

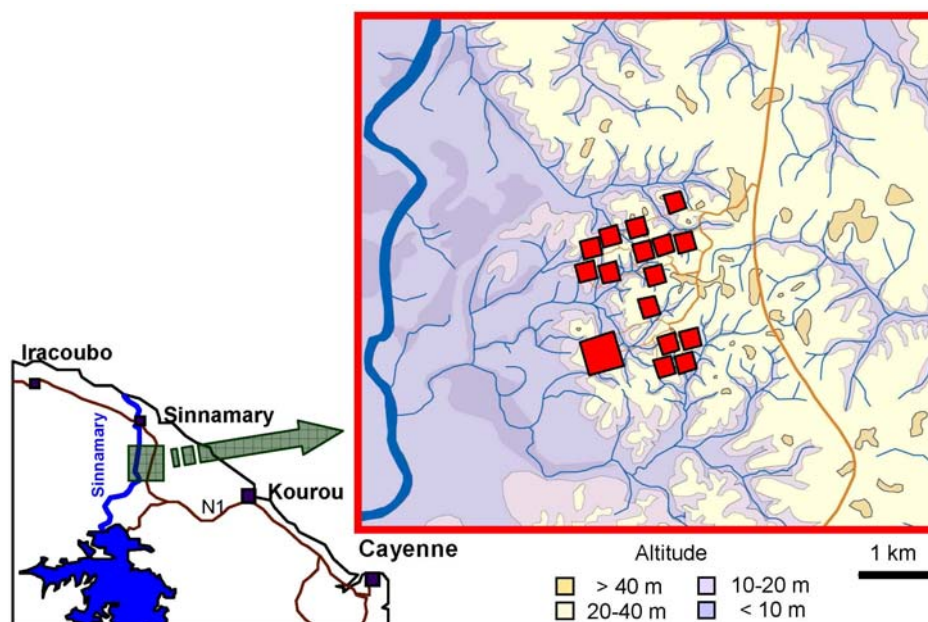


Figure 1.3. Situation géographique du site de Paracou. Les carrés rouges représentent les parcelles actuelles. Illustration reproduite à partir de (Morneau 2007).

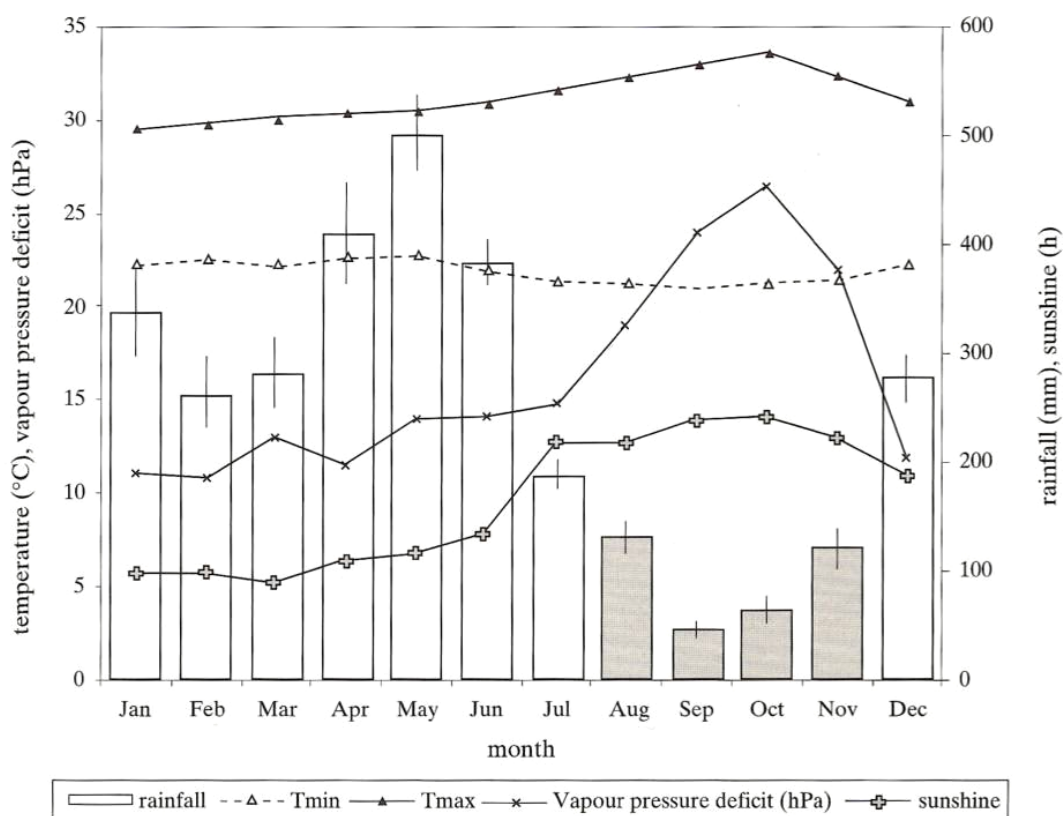


Figure 1.4. Climat annuel de la station de Paracou. Les barres verticales représentent les erreurs standards des précipitations mensuelles moyennes de la période 1979-2001. Les mois correspondant à la saison sèche sont grisés. Le nombre moyen d'heures d'ensoleillement par mois et les maxima et minima de température ont été enregistrés sur les périodes 1989-1991

et 1995-2001, le déficit de pression de vapeur en 1997-1998. Source : (Gourlet-Fleury *et al.* 2004; Flores 2005).

1.3.2. Mise en place du dispositif

La mise en place s'est faite à la suite d'un inventaire des essences principales et d'une reconnaissance pédologique sur une zone de 476 ha. Puis douze parcelles de 9 ha chacune ont été définies sur cette zone afin d'y subir différents degrés d'exploitation (Figure 1.5). Les arbres de chacune des parcelles ayant un diamètre à 1.30m (D_{130}) supérieur à 10 cm sont tous localisés en coordonnées cartésiennes et identifiés botaniquement (plus de 46000 individus).

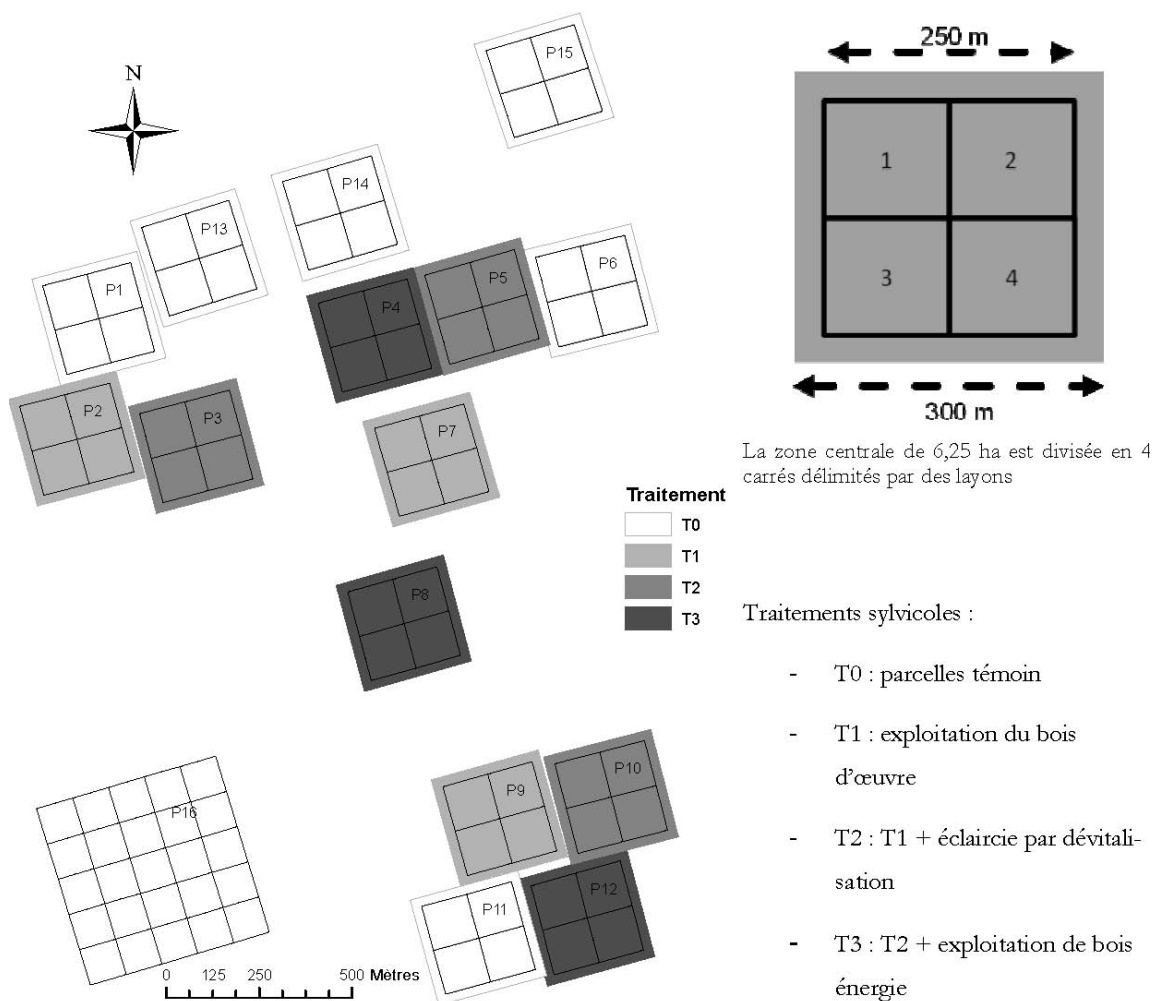


Figure 1.5. Détails du dispositif. Les parcelles 1 à 12 ont été mises en place les premières, à partir de 1984, puis les parcelles 13 à 15 ont été installées en 1990 et enfin la parcelle 16 en 1991. Les parcelles 9 à 12 constituent le « bloc sud ». Chaque parcelle (hormis la 16) est construite selon le schéma détaillé à droite de la figure (4 carrés centraux entourés d'une zone tampon). Illustration reproduite à partir de (Morneau 2007).

Les quatre degrés de traitement, appliqués entre 1986 et 1988, sont :

- Traitement 0 : parcelles témoin, aucun traitement.
- Traitement 1 : exploitation de bois d'œuvre, environ 10 arbres.ha⁻¹ de $D_{130} > 50$ cm, parmi une cinquantaine d'essences forestières d'intérêt.
- Traitement 2 : traitement 1 + éclaircies par dévitalisation (empoisonnement des arbres sur pied) d'environ 30 arbres.ha⁻¹ de $D_{130} > 40$ cm appartenant à des essences sans intérêt commercial.
- Traitement 3 : traitement 1 + traitement 2 (mais $D_{130} > 50$ cm, environ 15 arbres.ha⁻¹) + prélèvement de 20 arbres.ha⁻¹ environ pour le bois-énergie ($40 \text{ cm} < D_{130} < 50 \text{ cm}$) appartenant à des essences sans intérêt commercial.

Suite à ces traitements, la croissance de tous les arbres de $D_{130} > 10$ cm, précédemment identifiés, a été suivie chaque année jusqu'en 1995 puis tous les deux ans.

1.3.3. Utilisation du dispositif dans ce travail

Le choix des parcelles et des espèces utilisées dans cette thèse a été conditionné par l'existence d'un dispositif établi par le CIRAD au cours de la thèse d'Olivier Florès (2005). Son travail portait sur la variabilité du recrutement des espèces (hors pionnières) selon leur mode de dispersion et les conditions du milieu en lien avec leur tolérance à l'ombre. A partir des données disponibles (Favrichon 1994; Collinet 1997; Gourlet-Fleury 1997; Molino & Sabatier 2001), 15 espèces représentant un gradient de tolérance à l'ombre et de mode de dispersion ont été retenues. Tous les individus juvéniles (diamètre entre 1 et 10 cm) ont été inventoriés et géoréférencés dans les parcelles 9 à 12 (bloc sud).

Les arbres juvéniles qui constituent l'échantillon principal du présent travail ont été choisis parmi ceux de cet inventaire situés dans les parcelles voisines 11 (P11) et 12 (P12). La P11 est un témoin tandis que la P12 a subi le traitement sylvicole le plus fort (Figure 1.6). Ces deux parcelles constituent donc un gradient environnemental propre à l'étude de la diversité de réaction des jeunes arbres à des conditions contrastées. Les éléments de description disponibles pour ces deux parcelles en particulier montrent que leur topographie est proche avec des proportions équivalentes de bas-fonds, de pentes et de plateaux (Figure 1.6). L'exploitation a provoqué une forte perturbation de la densité et donc de la surface terrière et l'évolution de ces deux parcelles a été différente depuis la mise en place du site (Figure 1.7) fournissant ainsi des milieux de croissance variables pour les arbres que nous étudions. La présence de trouées provoquées par l'exploitation a également entraîné des modulations de la composition floristique. On remarque notamment l'augmentation des proportions représentées

par les espèces plus héliophiles dans les parcelles exploitées et un rapport juvéniles/adultes supérieur pour ces mêmes espèces (Flores 2005). Ces espèces nécessitent, pour se développer, des conditions de lumière très favorables, avec une régénération limitée aux trouées naturelles dans la parcelle témoin (Gourlet-Fleury *et al.* 2004).

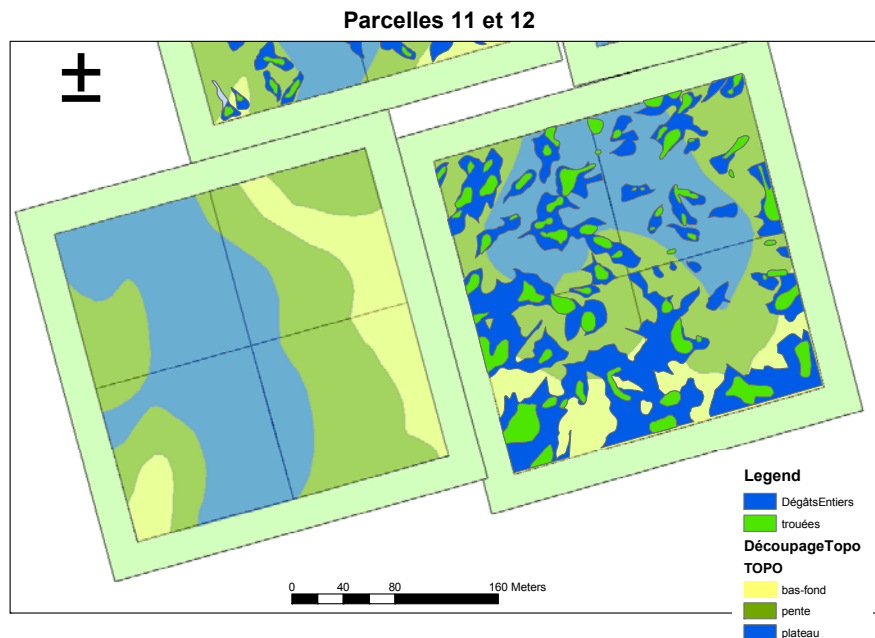


Figure 1.6. Cartographie de la topographie et de l'étendue du traitement sylvicole réalisé au moment de la mise en place des parcelles. A gauche, la parcelle témoin P11, à droite la parcelle la plus durement exploitée (traitement 3), la P12. La cartographie des dégâts d'exploitation fournit, en bleu, les zones traitées, en vert, les zones où des ouvertures (trouées) du couvert forestier sont actuellement visibles.

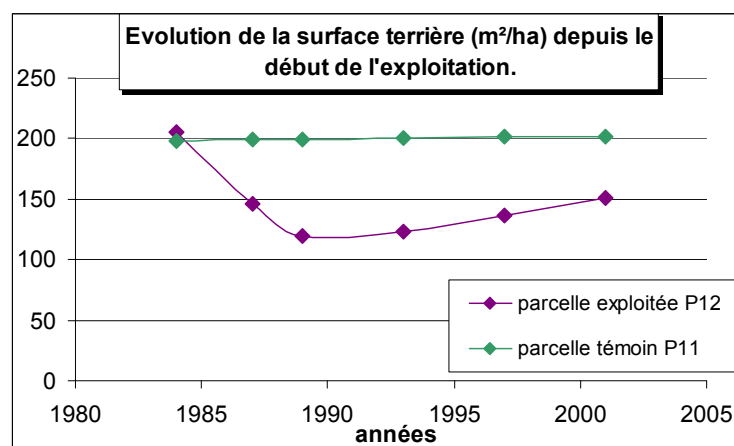


Figure 1.7. Evolution de la surface terrière dans les deux parcelles utilisées dans cette thèse depuis leur mise en place en 1983.

Les caractéristiques et l'histoire contrastée de ces parcelles créent donc un milieu d'étude hétérogène où de jeunes arbres d'espèces aux besoins variés peuvent commencer leur vie. La compréhension et l'étude des caractéristiques de ces débuts de vie se basent sur des concepts d'écologie, détaillés dans le paragraphe suivant.

2. DIVERSITE FONCTIONNELLE ET STRATEGIES ECOLOGIQUES, ELEMENTS GENERAUX D'ECOLOGIE

2.1. La diversité fonctionnelle à la base de l'étude des écosystèmes et des communautés

La biodiversité est un vaste sujet d'étude en écologie car, pour la préserver, il est nécessaire de comprendre son origine, ses mécanismes et de pouvoir la quantifier. Les recherches en écologie consistent en l'étude des écosystèmes, donc des communautés d'êtres vivants évoluant dans un milieu donné, défini par l'ensemble des conditions environnementales (Frontier *et al.* 2004). Les communautés, ou peuplements, sont des regroupements de populations ou ensemble des individus d'une même espèce (Frontier *et al.* 2004). Durant de nombreuses années, les travaux sur la biodiversité se sont focalisés sur la quantification de la richesse spécifique des communautés, mais ils s'orientent de plus en plus vers l'étude de la diversité fonctionnelle au sein de ces communautés (Diaz & Cabido 2001). La diversité fonctionnelle caractérise ce que les espèces de la communauté font et pas seulement combien elles sont. La quantification de la diversité des espèces d'une communauté peut s'envisager sous deux angles : la richesse spécifique (nombre absolu d'espèces présentes) et la diversité spécifique (très schématiquement, c'est une mesure de l'abondance relative des différentes espèces présentes, la mesure de la diversité spécifique est un vaste sujet qui ne sera pas détaillé ici). Cependant, le fonctionnement, l'évolution, le maintien d'un écosystème reposent sur le fonctionnement de ses composantes vivantes et sur les interactions qui existent entre elles et entre elles et les facteurs environnementaux (Grime 1998; Lavorel & Garnier 2002). La diversité des espèces présentes est donc une première approche de la diversité fonctionnelle mais l'existence de similarités ou redondances entre les espèces fait que l'étude et la quantification de la diversité fonctionnelle des écosystèmes prennent le pas sur la diversité spécifique (Diaz & Cabido 2001). Différentes définitions existent de la diversité fonctionnelle dont « la multiplicité fonctionnelle dans une communauté » (Tesfaye *et al.*, 2003 cité par (Petchey & Gaston 2006)), « le nombre, le type et la distribution des fonctions assurées par les organismes dans un écosystème (Diaz & Cabido 2001) ou encore « la valeur

et la gamme des traits d'espèces qui influencent le fonctionnement de l'écosystème » (Tilman (2001) cité par (Petchey & Gaston 2006)). Toutes ces définitions impliquent que soient définis, mesurés et étudiés de façon synthétique les « traits d'espèce » par rapport à des fonctions.

2.2. Les traits, éléments de base de l'étude de la diversité fonctionnelle

Les traits d'espèce sont de différents types dont les définitions ont nécessité des efforts de synthèse (Lavorel *et al.* 1997; Weiher *et al.* 1999; Loreau *et al.* 2001; McGill *et al.* 2006; Ackerly & Cornwell 2007; Violle *et al.* 2007). Violle *et al.* (2007) propose, et c'est l'objectif de leur publication, une définition précise du terme « trait » : « a trait is any morphological, physiological or phenological feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to the environment or any other level of organisation ». Cette définition s'accompagne de celle, plus précisément, des « traits fonctionnels » : « Any trait which impacts fitness indirectly via its effects on growth, reproduction and survival ».

La valeur que prend un trait quantitatif (les traits qualitatifs étant par exemple la forme de vie (herbes, arbres...)) dans un milieu donné correspond à la performance de l'espèce pour ce trait (Violle *et al.* 2007). La performance maximale, réalisée donc dans les conditions idéales pour l'individu, correspond à la capacité pour ce trait. Le plus souvent, les capacités sont mesurées en conditions contrôlées (Barigah *et al.* 1998; Coste *et al.* 2005). Cependant, en conditions naturelles, les gradients de performance en fonction des conditions du milieu sont théoriquement sous forme de courbes en cloche indiquant qu'il existe un milieu préférentiel de développement de l'espèce, à un stade donné, pour le trait considéré. Mais une espèce peut aussi ne montrer aucune plasticité pour un trait et en exprimer une valeur fixe (Alpert & Simms 2002). Une plasticité importante (une large gamme de valeur de trait adoptable par une espèce) relate la possibilité d'une adaptation à une plus large gamme de milieux (Bradshaw, 1965 cité par (Givnish 2002)) donc une moindre susceptibilité aux variations de conditions environnementales. Dans le cas des végétaux, dont la position géographique ne change pas au cours du développement, les espèces plastiques sont donc moins sensibles aux variations spatiales et temporelles de conditions environnementales et peuvent donc s'installer sur une plus grande surface et résister aux changements dans le temps. Les variations temporelles peuvent discriminer les individus selon leur plasticité au cours de l'ontogénie (Givnish 2002). L'ensemble « capacités/performances x milieu » des espèces permettent de définir leur autécologie mais considérer la plasticité des espèces pour chaque trait fait aussi

partie intégrante de leur étude car cette plasticité conditionne la gamme de milieu dans laquelle les individus de l'espèce peuvent se développer (Petchey & Gaston 2006).

Les traits s'organisent aussi selon deux catégories : performance et sécurité. Concernant la fonction de conduction hydraulique par exemple, la conductance relève de la performance et la résistance à la cavitation, de la sécurité. Sécurité et performance relatent donc des conceptions différentes de la réalisation de chaque fonction, respectivement assurance et meilleur fitness dans les environnements difficiles d'une part, affinité pour le risque et la compétition donc meilleur fitness dans les environnements favorables d'autre part. La fonction biomécanique de soutien a, jusqu'ici, toujours été considérée comme une fonction « passive » où la plante « subit » la gravité et les vents sans pouvoir en tirer parti pour améliorer ses performances de croissance : comme énoncé par Bruno Moulia (com. pers.), « les plantes n'ont pas le moyen de tirer parti de l'énergie éolienne ! ». La fonction biomécanique n'a donc jamais été envisagée sur le plan de la performance, les traits de rigidité ou de résistance étant toujours considérés comme des traits de sécurité qu'il faut maintenir à un minimum pour éviter la casse. Une des originalités de ce travail sera d'aborder la fonction de soutien au travers des processus de perception-réponse (tropismes ou thigmomorphogénèse) qui amènent typiquement la définition de traits de performance.

Les valeurs que prennent les traits sont donc dépendantes des capacités des espèces et de leur réalisation en fonction des gradients environnementaux. Ces capacités peuvent évoluer avec le stade de développement des individus, il est donc nécessaire de définir un contexte précis dans une étude de traits fonctionnels. L'étude des continuum de traits nécessaire à la compréhension des liens entre diversité fonctionnelle et fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002) implique l'étude de nombreuses combinaisons de traits x milieu x stade de développement mais il existe des corrélations et des contraintes fortes qui permettent de réduire le champ des possibles (McGill *et al.* 2006).

2.3. Trade-offs, syndromes de traits et stratégies écologiques

L'ensemble des valeurs que peuvent prendre les traits fonctionnels (performances) est contraint par une limitation des possibles qui repose sur les conditions environnementales (limitation des ressources, interaction entre organismes (compétition, parasitisme...)) et sur les limitations physiologiques du fonctionnement global de l'organisme transmise par les caractères génétiques de l'espèce (phylogénie) et variant avec le stade de développement (ontogénie). Notamment, une même espèce ne peut pas être la plus performante pour toutes les fonctions et dans toutes les situations (MacArthur & Levins 1967; Parker & Maynard

Smith 1990). Ceci amène à la notion de compromis, le terme anglo-saxon de « trade-off » est cependant plus couramment utilisé. Les trade-offs reflètent le fait que les performances d'un individu pour une fonction se réalisent en compromettant la réalisation d'une autre fonction ou encore qu'une meilleure adaptation à un milieu entraîne une moins bonne adaptation à un autre milieu (MacArthur & Levins 1964). Grime (2001) présente, de même, un trade-off comme « un dilemme évolutif suivant lequel un changement génétique conférant une meilleure aptitude pour une situation donnée implique inévitablement des sacrifices quant à l'aptitude pour une autre situation ». On observe fréquemment, par exemple, que les espèces arborescentes à croissance rapide en hauteur ont un bois moins dense que les autres (Lawton 1984; Osunkoya *et al.* 2007). Cette variation du trait de densité du bois est souvent vue comme un trade-off de la croissance rapide compétitive au détriment de la qualité du bois, conférant donc à la plante une sécurité moins grande. Pour un biomécanicien, cela n'a néanmoins rien d'immédiat car les traits biomécaniques de sécurité - rigidité en flexion, résistance au flambement, résistance à la casse ou au déracinement - font intervenir autant les facteurs géométriques que la qualité intrinsèque du bois. De plus, la densité des bois pourrait aussi intervenir comme un facteur de chargement, de sorte que plus elle serait faible, moins la plante aurait à porter, toutes choses égales par ailleurs, et plus sa sécurité serait donc grande. De fait, les ingénieurs modernes recherchent avant tout la légèreté des matériaux. Faire plus de volume de matière porteuse de moindre densité n'est donc pas forcément pénalisant pour la sécurité mécanique, tout dépend comment elle est allouée. Un des apports de ce travail sera donc de construire des traits biomécaniques fonctionnels au niveau de l'individu intégrant les traits du bois. Ceci nous permettra ensuite d'analyser les contributions à la sécurité mécanique de la qualité intrinsèque du bois d'une part et de la distribution de matière en volume et en biomasse d'autre part.

Les trade-offs sont de différents types selon les fonctions et processus concernés. Baraloto *et al.* (2005) en présentent trois : les trade-offs de microhabitat qui font référence aux variations de performances d'acquisition des ressources et confèrent des avantages différents selon les quantités relatives de ressources disponibles dans le milieu ; les trade-offs d'aptitude (fitness) *i.e.* de performance des traits de vie (survie, croissance); les trade-offs ontogéniques qui font référence à l'inversion des performances au cours du développement, car l'environnement de l'arbre et son fonctionnement change au cours du temps avec son augmentation de taille. Chez les arbres de forêts naturelles tropicales, l'âge ou le stade physiologique est généralement inconnu de sorte que la taille est supposée estimer le stade de développement. Or dans une étude visant à comparer des espèces dans un même milieu (pour nous le sous-

bois), des individus de même taille peuvent avoir des âges très différents ce qui est dû aux différences de taux de croissance entre espèces (King 1991; Lambers & Poorter 1992; Coomes & Grubb 1998) et même entre individus d'une même espèce (King 1993). De plus, les espèces ont des hauteurs maximales différentes et certains individus du sous-bois peuvent être à taille adulte alors que des individus de la même taille sont les juvéniles d'autres espèces de plus grande stature (Thomas 1996). Les traits biomécaniques (à l'échelle de l'individu) font le plus souvent ressortir des effets taille explicites. Notre objectif sera donc de comparer des espèces dans des conditions environnementales proches (le sous-bois, en évitant les zones très perturbées et les milieux ouverts) et dans une même gamme de taille ($1 < \text{diamètre} < 7 \text{ cm}$). Cette gamme de taille assure de plus des conditions de lumière proches (même position dans le gradient vertical de lumière (Clark & Clark 1992; Bongers & Sterck 1998)). Nous ne serons pas, par contre, capables de distinguer les effets de taille des effets stades de développement.

La combinaison du comportement de chaque trait, concernant une fonction globale, constitue un syndrome de traits. Le syndrome rassemble donc l'ensemble des valeurs et des corrélations positives, négatives ou nulles qui existent entre traits relatifs à une même fonction. Il intègre l'éventuelle plasticité des traits avec l'environnement ou au cours de l'ontogenèse. Par exemple, l'ensemble des traits de production de graines, de forme de fruits, de chronologie de production définissent le syndrome de dispersion d'une espèce. La combinaison de plusieurs syndromes, donc du mode de réalisation de différentes fonctions, définit la stratégie écologique de l'espèce. Un même syndrome peut appartenir à plusieurs stratégies différentes, tout comme, en médecine, un même syndrome (les traits fonctionnels sont alors assimilables à des symptômes) peut orienter vers le diagnostic de plusieurs maladies. Un syndrome de croissance en hauteur rapide intervient à la fois dans une stratégie d'évitement de l'ombre (sortir rapidement du sous-bois) et dans une stratégie de dispersion à longue distance (placer le pollen et les graines en hauteur pour les soumettre au vent). La définition que donne Grime (2001) d'une stratégie, pour les plantes, est la suivante : « groupement de caractéristiques génétiques similaires ou analogues largement récurrentes au sein d'espèces ou de populations et qui leur confèrent des similarités dans leur écologie ». Une stratégie, au sens large, est définie comme « l'art de coordonner des actions, de manœuvrer habilement pour atteindre un but » par le Petit Larousse. Cependant, pour appliquer la définition générale d'une stratégie au monde végétal, il faut garder à l'esprit que les végétaux n'ont pas de libre arbitre, ils ne « prennent » pas de décisions mais leur développement est conditionné par un ensemble de contraintes internes et externes et par un objectif propre à tout être vivant : pérenniser son espèce (Darwin 1859). Cette idée est à la base d'un des premiers modèles de stratégies,

développés en biologie animale, le modèle r/K de MacArthur et Wilson (1967). Dans ce modèle, les syndromes concernent deux fonctions, développement et reproduction. Les espèces se positionnent donc sur un gradient en une dimension. Les espèces privilégieraient donc soit un développement pérenne (croissance lente mais construction d'individus durables, taux de reproduction faible mais investissement fort dans le développement des juvéniles, stratégie K), soit une reproduction forte (croissance rapide avec atteinte précoce de la maturité et vie courte, très nombreuse descendance mais peu de survie, stratégie r). Le modèle de stratégies de Grime (1977; 2001) concerne lui exclusivement les végétaux et comporte trois axes selon lesquelles se répartissent les végétaux (Figure 2.1): ceux qui sont de bons compétiteurs donc aptes à dominer en milieu peu perturbé et peu restreint en ressources (« competitors », stratégie C), ceux qui tolèrent de fortes restrictions de ressources mais peu de perturbation (« stress-tolerators », stratégie S), et enfin ceux qui tolèrent de fortes perturbation mais en milieu où les ressources ne sont pas limitantes (« ruderals », stratégie R). Il s'agit bien entendu d'axes sur lesquels les variations sont continues avec toutes les stratégies intermédiaires possibles. De plus, la position d'une espèce peut-être définie en ne connaissant que deux des caractéristiques, la troisième étant liée aux deux premières. Dans notre travail, nous évitons les milieux perturbés et nous sommes donc amenés à travailler sur un axe C-S.

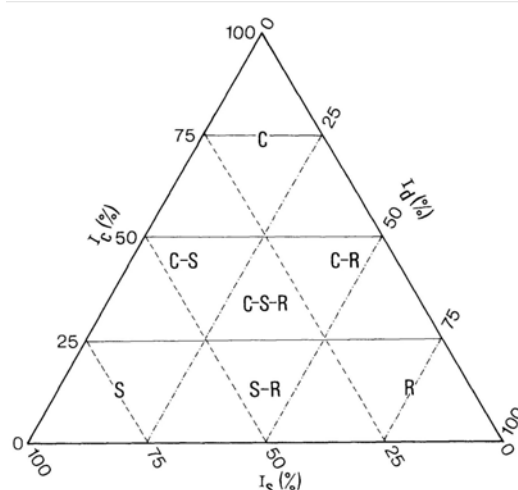


Figure 2.1. Positionnement des trois stratégies primaires (C, S ou R) et des quatre stratégies secondaires (CS, CR, SR et CSR) selon les gradients d'intensité de compétition (I_C), de perturbation (I_D) et de restriction de ressources (I_S). D'après Grime (1977).

Westoby (1998) propose, également pour les végétaux, un modèle ayant le même nombre d'axes que celui de Grime mais en arguant que les syndromes de traits utilisés sont plus

aisément mesurables et surtout permettent de considérer plus de situations, il est ainsi considéré comme applicable à n'importe quelle espèce, permettant ainsi des comparaisons entre de nombreux milieux. Le modèle de Grime a souvent été critiqué pour son aspect trop conceptuel et trop peu pratique (Westoby 1998; Wilson & Lee 2000; Craine 2005). Westoby (1998) fait reposer son modèle, déterminé à partir des végétaux ligneux (alors que celui de Grime se concentre sur les herbacées) sur la surface foliaire spécifique (SLA, $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) (représentant la surface d'acquisition de la lumière), la hauteur totale à maturité et la masse des graines. Westoby avance surtout que les syndromes qu'il a choisis permettent, grâce à des corrélations démontrées à plusieurs reprises, d'estimer d'autres caractéristiques des espèces étudiées. La place que prend une espèce dans son modèle renseigne donc sur de nombreux paramètres de son écologie. Les syndromes retenus le sont donc pour la relative facilitée qu'il y a à les déterminer et pour leur significativité.

Dans la définition d'un modèle de stratégie, il est donc important de considérer un nombre suffisant d'axes afin que le plus grand nombre d'espèces puissent être positionné dans le volume défini mais grâce aux corrélations qui existent entre différentes fonctions, ce nombre d'axes peut être réduit afin de rendre le modèle pratique et transposable d'un milieu à un autre. Il est notamment important, dans un travail de recherche visant à définir des stratégies, d'identifier les fonctions centrales de la vie des organismes choisies en lien avec le milieu et le stade de développement étudié (Lavorel *et al.* 1997). Ces fonctions vont définir (et limiter) les axes fondamentaux à considérer. Il faut ensuite maîtriser les processus attenants aux fonctions choisies afin d'en étudier les traits et leur gamme de valeur possible. Il faut ensuite, parmi ces traits, identifier ceux qui permettent la détermination la plus précise de la performance et la discrimination la plus claire entre espèces. Il s'agit donc d'une hiérarchisation des traits permettant le positionnement relatif des espèces (McGill *et al.* 2006) dans le volume défini. Dans notre cas, la fonction de soutien est considérée comme centrale dans le développement des jeunes arbres en sous-bois. La modélisation biomécanique précise de ce processus et l'étude du comportement des traits attenants selon des gradients environnementaux et ontogéniques va donc permettre d'identifier différentes combinaisons qui, mêlées à d'autres fonctions biomécaniques importantes (réponse aux signaux environnementaux notamment et acclimatation de la croissance) vont amener à la définition de stratégies biomécaniques dans ce contexte précis.

Il existe plusieurs axes selon lesquels les espèces arborescentes sont réparties. Dans ce travail nous allons chercher à combiner les éventuels axes que nous définiront avec ceux déjà connus. C'est pourquoi le paragraphe suivant contient la description des caractères attenants à

l'axe de discrimination des espèces le plus fréquemment utilisé en forêt tropicale: la tolérance à l'ombre.

2.4. L'exemple de la tolérance à l'ombre pour les arbres de forêt tropicale humide

Selon les caractéristiques, les capacités, des espèces, il leur est plus ou moins possible de survivre sous de fortes restrictions de lumière. En forêt tropicale humide, où la lumière est fortement stratifiée verticalement et hétérogène horizontalement, de par les trouées, ces capacités discriminent les espèces quant à leur gamme de milieu de développement possible. L'axe combinant les syndromes de tolérance/intolérance à l'ombre est donc très fréquemment utilisé pour ordonner les espèces végétales. Les variations de capacités entre espèces étaient à l'origine surtout formalisées par le moment auquel elles apparaissent dans la succession forestière, suite à la trouée supposée être le mécanisme majeur de la dynamique de l'écosystème (Phillips *et al.* 1994). Ainsi s'opposent les espèces pionnières, dont la germination et la croissance ne peut se faire que dans une trouée suffisamment vaste pour créer des conditions de plein éclaircissement, et les espèces non-pionnières qui, elles, peuvent indifféremment se développer sous différentes conditions de lumière (Swaine & Whitmore 1988). Mais ceci conduit à isoler une relative minorité d'espèces pionnières à vie courte inféodées à la trouée perturbatrice de toutes les autres espèces qui font la structure du couvert mature. Une telle dichotomie est largement insuffisante pour décrire toutes les stratégies existantes et les traits les définissant. C'est pourquoi plusieurs auteurs proposent d'utiliser une caractérisation de l'environnement lumineux moyen des individus de chaque espèce afin de déterminer dans quel milieu ils se développent et ainsi chercher les liens empiriques qui existent entre milieu nécessaire au développement et valeurs et variabilité des traits fonctionnels caractéristiques (King 1991; Clark & Clark 1992; Bongers & Sterck 1998; Sterck & Bongers 1998). Turner (2001) énumère les différents traits utilisés pour discriminer les espèces selon leur tolérance à l'ombre (Figure 2.2). Les plus pertinents semblent être la densité du bois qui augmente avec la tolérance à l'ombre (Thomas 1996; Muller-Landau 2004), la taille des graines qui augmente avec la tolérance à l'ombre permettant aux plantules de disposer de réserves plus abondantes nécessaire en milieu aux ressources restreintes (Davies & Ashton 1999; Kitajima 2002; Poorter & Rose 2005), la vitesse de croissance qui est plus forte pour les plus intolérants (King 1991; Coomes & Grubb 1998; Veneklaas & Poorter 1998). La taille à maturité (hauteur maximale) est généralement utilisée dans un second axe de classification (Thomas 1996; Thomas & Bazzaz 1999; Muller-Landau 2004).

La corrélation assez étroite observée entre densité du bois et degré d'éclairement des espèces est interprétée comme un trait de défense associé à la priorité donnée à la survie par les espèces tolérantes. Une forte densité du bois serait notamment associée à une meilleure protection du matériau contre les attaques fongiques (Falster 2006). Nous aurons l'occasion de revenir sur la signification de ce trait intégrateur de densité du bois.

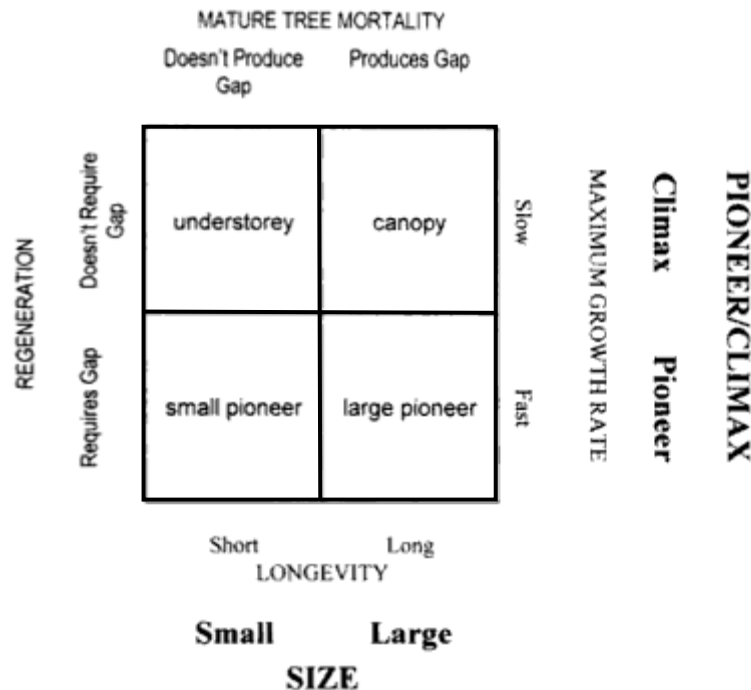


Figure 2.2. Combinaison de différentes méthodes de classification des espèces d'arbres en forêt tropicale humide, d'après Turner (2001). Ces axes reflètent la stature à l'âge adulte (haut et bas), le milieu préférentiel de régénération (gauche) et la vitesse de croissance (droite). Les quatre groupes définis le sont selon les différents critères mais il est impossible de segmenter ainsi les espèces car tous les traits impliqués suivent des continuums et toute délimitation sur ces continuums est obligatoirement arbitraire et restrictive (Lavorel & Garnier 2002).

De plus en plus, le degré de tolérance à l'ombre est approché par les caractéristiques foliaires (Valladares *et al.* 2002; Sterck *et al.* 2006) qui sont plus directement interprétables fonctionnellement. Du point de vue physiologique, King (1994) montre que la durée de vie des feuilles des espèces les plus intolérantes à l'ombre est plus courte rendant ainsi impossible leur survie en sous-bois car produire souvent de nouvelles feuilles coûte de l'énergie et de la biomasse donc nécessite un niveau de ressource correspondant à un éclaircissement plus fort que celui disponible sous un couvert dense. Ce caractère, entre autres, pousse donc les espèces à adopter des stratégies d'évitement de l'ombre (Henry & Aarssen 1997). A l'inverse, ce caractère permet, lors de la croissance vers la lumière, de limiter l'auto-ombrage et l'entretien

de feuilles devenues inutiles. De plus, les capacités photosynthétiques de ces espèces sont supérieures à celles des plus tolérantes (Thomas & Bazzaz 1999; Rijkers *et al.* 2000; Poorter & Bongers 2006) donc une surface foliaire moindre fournit la même quantité d'énergie et permet d'avoir une couronne restreinte. Ainsi, la biomasse produite peut être massivement investie dans la croissance (Veneklaas & Poorter 1998). Les différences d'allocation de biomasse sont effectivement corrélées aux milieux favorables de croissance des espèces résultant en des architectures et des formes de troncs différentes qui seront détaillées plus bas dans le cas précis des juvéniles.

Au cours de leur développement, les arbres de forêt vont traverser différents niveaux de lumière de par l'existence des gradients verticaux et horizontaux. Oldeman et Van Dijk (1991) ont formalisé les différents parcours envisageables en intégrant la notion de besoin en lumière mais aussi d'audace ou d'affinité plus ou moins prononcée pour le risque (Figure 2.3). Ils introduisent ainsi la notion de tempérament dans les études des stratégies écologiques. Les besoins physiologiques des espèces sont doublés d'un tempérament plus ou moins audacieux. Sur le schéma proposé, les plus audacieux sont ceux qui se développent sous forte lumière car à tout moment de leur développement la canopée peut se refermer mais ils font le pari qu'ils arriveront à maturité avant, le risque pris est très important. Par contre, ceux qui se développent entièrement à l'ombre sont considérés comme plus combattifs car ils fonctionnent avec peu de ressource lumineuse. Poorter et al. (2005) ont testé ces différents parcours en forêt tropicale libérienne sur 47 espèces. Leur méthode consiste à comparer le degré d'exposition des couronnes à la lumière à différents stades ontogéniques et notamment aux stades juvéniles et adultes. Trois niveaux d'éclairement sont définis. Le tempérament est déterminé en fonction de l'augmentation, de la stagnation ou de la diminution du degré d'exposition moyen des couronnes, par espèce, entre les deux stades. Ces auteurs ont trouvé au moins une espèce pour chacune des trajectoires. Ce qui ressort du schéma comme de leur expérimentation est que les principales transitions se font durant la phase juvénile, montrant bien le caractère clé de ce stade de développement.

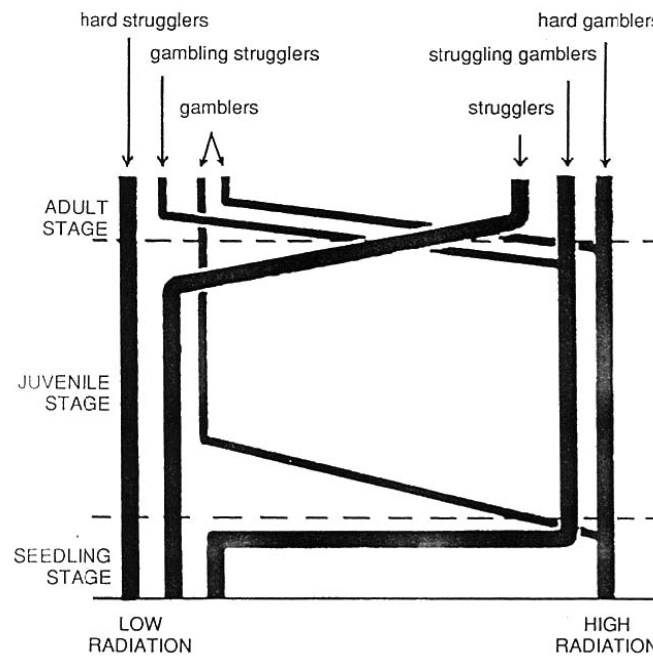


Figure 2.3. Les différents parcours de croissance et de développement en fonction de la lumière proposés par Oldeman et Van Dijk (1991) : « gambler » signifie « parieur » et « struggler » peut se traduire par « combattant, persistant ». Les notions de combat, de pari et de persistance concernent les conditions lumineuses et leur évolution potentielle, au cours de la vie de l'arbre, mêlée à une certaine affinité pour le risque.

Les différents gradients de traits relatifs à la tolérance à l'ombre laissent supposer des différences de stratégies biomécaniques. En effet, comme on le verra par la suite, risque ou performances mécaniques sont fortement liés à la façon dont la plante va allouer sa croissance en biomasse, au demeurant limitée par la faible ressource lumineuse, entre surfaces assimilatrices et structures de soutien, entre forte croissance radiale/en volume mais bois léger ou faible croissance radiale/en volume mais bois dense, entre croissance radiale et croissance en hauteur de la structure aérienne de soutien. Cette dernière allocation est d'ailleurs susceptible d'être contrôlée par la perception mécanique (avec acclimatation à l'environnement mécanique).

3. CARACTERISTIQUES DE LA FONCTION DE SOUTIEN CHEZ LES ARBRES, GEANTS VEGETAUX. ELEMENTS DE BIOMECHANIQUE UTILES AVANT D'ABORDER LA QUESTION DES STRATEGIES ECOLOGIQUES ET DE LA DIVERSITE FONCTIONNELLE BIOMECHANIQUE.

3.1. La mécanique appliquée aux arbres

Ce paragraphe ne vise en aucun cas à présenter intégralement la théorie de la mécanique des solides et en particulier des poutres, mais simplement d'en présenter quelques bases utiles à la lecture du reste du document. La présentation est donc limitée au cas des poutres en flexion utilisé dans la biomécanique des axes ligneux. Les sollicitations que subit un arbre peuvent être une traction (due au vent agissant sur la couronne dans le cas d'un arbre), une compression (due au poids propre d'un arbre vertical), une flexion (vent, pluie, écartement de la verticale et action du poids propre, arrivée d'un animal dans la couronne...), une torsion ou un effort tranchant. En général, les déformations, déplacements, risques d'insécurité sont majoritairement explicables par la flexion, ce qui justifie de négliger la contrepartie des autres composantes. Par ailleurs, il est difficile d'affirmer que les efforts de torsion sont négligeables mais ils sont provoqués par des « défauts » de symétrie de la structure : tige flexueuse, dissymétrie du houppier. Ils sont donc rarement modélisés et étudiés.

3.1.1. Les poutres en flexion

a) Définition de la structure

Les paramètres d'un problème de mécanique des solides sont la forme du solide (dimensions et relations entre les dimensions), les propriétés de son/ses matériaux avec leur hétérogénéité (homogène ou composite) et les sollicitations qu'il subit. Une poutre est définie par le fait que c'est un solide dont l'une des dimensions est nettement plus grande que les deux autres (10 à 20 fois au minimum). Ses conditions aux limites doivent être précisées dans la définition d'un problème, notamment le statut des extrémités, à savoir si elles sont libres de se déplacer ou maintenues avec plus ou moins de degrés de liberté et de rigidité, ou si elles sont libres d'efforts ou soumises à des efforts connus. Dans le cas des poutres en flexion, utilisé dans ce travail, la base est parfaitement encastree (aucun mouvement possible au niveau de l'ancrage) et l'autre extrémité est libre.

La forme d'une poutre est définie par :

- son élancement : rapport entre sa longueur et une dimension caractéristique de la section (le plus souvent le diamètre à la base)

- la forme de sa section : dans le cas de la mécanique appliquée aux arbres, le modèle le plus couramment utilisé est celui d'une poutre à section circulaire (Greenhill 1881; Esser 1946; King & Loucks 1978; Coutand & Moulia 2000)
- sa loi de défilement, c'est à dire l'évolution de la dimension de la section le long de la tige. Alors que les poutres des ingénieurs sont le plus souvent à section constante, les tiges d'arbre sont plus grosses dans les zones les plus âgées, loin des zones apicales, du fait du processus de croissance radiale. Il est donc d'usage d'utiliser une loi puissance pour lier le rayon d'une section à sa position z le long de la poutre de longueur H : $r(z) = r_0 \left(\frac{H-z}{H} \right)^n$; cette loi donne l'évolution du rayon donc la forme globale de la poutre selon la valeur de n . Les valeurs de n sont variables avec des cas particuliers comme $n=0$ (poutre cylindrique) ou encore $n=1$ (poutre conique).

Toute poutre a une ligne géométrique *i.e.* une ligne qui passe par le centre de gravité de chaque section. L'équation de la forme de cette ligne permet d'étudier le déplacement de la poutre sous sollicitations. Pour l'étude de cette forme, on se place dans les conditions des petits déplacements et petites déformations (1-5%) qui permettent de considérer que quand il y a flexion, les sections transverses restent planes et que l'allongement de chaque élément est négligeable devant la dimension initiale de l'élément.

b) Loi de comportement des matériaux

Les propriétés mécaniques des matériaux sont définies par une loi de comportement qui traduit la relation locale entre les déformations (déplacements relatifs des points d'un solide) et les efforts supportés par unité de surface (appelés contraintes, à ne pas confondre avec les contraintes biologiques ou écologiques). Contraintes et déformations sont des objets tridimensionnels complexes (mathématiquement ce sont des tenseurs d'ordre 2 définis par 6 composantes). Néanmoins, lorsqu'on s'intéresse au comportement des poutres en flexion, ces objets se limitent à une seule composante :

- la déformation (notée ε) dans l'axe de la poutre (le long du fil du bois si le fil est droit), qui peut être une contraction ou une élongation exprimée par un nombre relatif (un pourcentage positif si élongation, négatif si contraction) et qui varie le long de l'axe et dans la section : en flexion, il y a généralement une face comprimée et une face étirée et, comme on le verra plus bas, cette déformation n'est pas une fonction quelconque des coordonnées sur la section ; en effet, selon l'hypothèse de Bernoulli,

la section reste plane de sorte que la déformation ε dépend de 3 paramètres : une translation et 2 rotations (courbures).

- la contrainte (notée σ) exercée sur une surface unitaire de la section, dans la direction perpendiculaire à l'axe de la poutre, exprimée également par un nombre relatif ayant l'unité d'une pression (il s'agit d'une force par unité de surface), positive si traction, négative si compression.

Le comportement local se résume alors à une seule équation liant ε et σ . Une loi de comportement très simple utilisée en biomécanique est la loi de Hooke :

$$\sigma = E\varepsilon \quad (1)$$

Où E est le module d'élasticité (ou module d'Young)⁷.

Cette relation doit s'accompagner de la définition de son domaine de validité, c'est à dire des déformations maximales au-delà desquelles le comportement est soit non linéaire, soit discontinu (rupture). Ces déformations, de l'ordre de 1 à 2%, représentent des valeurs relativement énormes par rapport à ce que les tiges juvéniles subissent dans les conditions normales de sollicitation. On pourra donc, dans toutes nos études ultérieures, considérer que l'on reste dans le domaine des petites déformations et de l'élasticité linéaire. Il faut souligner, pour éviter toute confusion, que petite déformation ne signifie pas petit déplacement : dans le cas d'arbres très élancés, les perturbations de la verticalité et les courbures peuvent être très importantes sans que la validité de l'élasticité linéaire du bois ne soit remise en cause (pas de rupture).

Enfin la loi précédente n'est pas adaptée à l'étude des problèmes impliquant des précontraintes. Une précontrainte est une déformation d'un solide empêchée par ses relations à d'autres solides. C'est le principe de base d'un bilame dans lequel deux solides constitués de matériaux différents sont collés l'un à l'autre. Ces matériaux ont des comportements différents (contraction, dilatation) en réponse aux variations thermiques mais le fait qu'ils soient collés l'un à l'autre empêche les déformations normalement induites sur chacun de s'exprimer totalement. Ils sont précontraints l'un par l'autre. Le cas du bois est développé au § 3.1.2.c). Pour ces problèmes, la loi est modifiée en :

$$\sigma = E(\varepsilon - \alpha) \quad (2)$$

⁷ Dans le cas de matériaux non isotropes, donc ayant des propriétés variables selon la direction d'application de la sollicitation, comme c'est le cas pour le bois, il est nécessaire de préciser la direction de mesure de la propriété. Le module d'élasticité utilisé dans cette thèse est toujours le module longitudinal.

Avec ε , la déformation réelle du matériau et α , la déformation qui se produirait sur l'élément de matériau s'il était isolé du reste du solide. Comme on le verra au § 3.1.2.c), dans le cas de la maturation cellulaire du bois, ε est très petit devant α car l'adhésion, sur le bois ancien, du nouveau bois créé empêche le retrait de maturation de s'exprimer, de sorte que le bois nouveau se retrouve fortement tendu juste après sa formation (Fournier *et al.* 1994). La formulation (2) de la loi de comportement permet bien de modéliser ce cas d'une forte contrainte générée ($\sigma = -E\alpha$) malgré l'absence de déformations.

c) La flexion, définition et conséquences

L'application d'une force F perpendiculairement à l'axe d'une poutre verticale, homogène, cylindrique de rayon r et de longueur H , entraîne une flexion comme représenté sur la Figure 3.1.

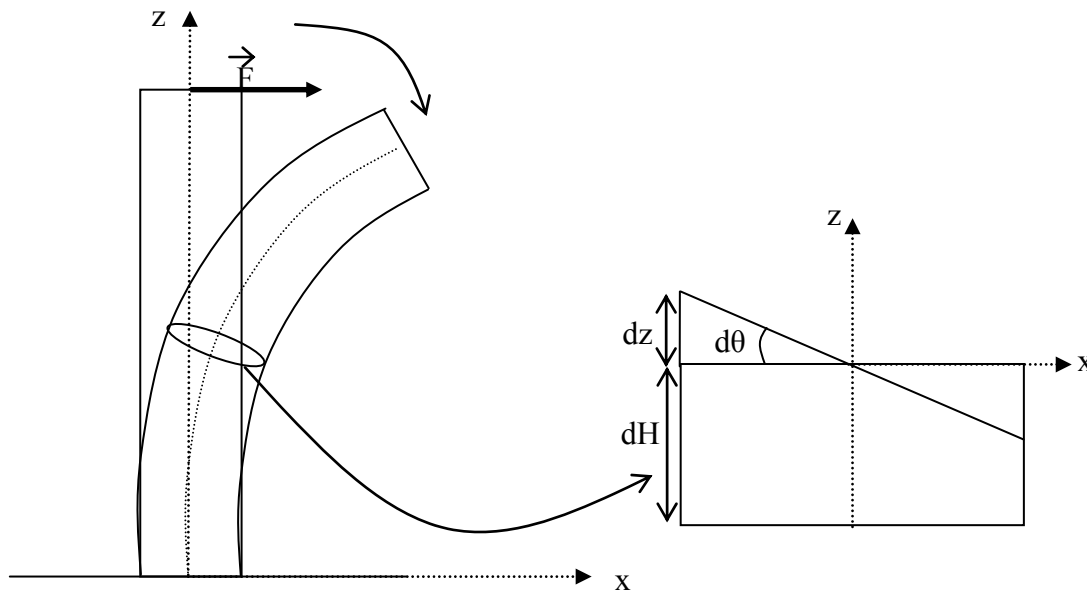


Figure 3.1. Représentation schématique de la flexion d'une poutre homogène, cylindrique, encastree parfaitement et des déformations d'une petite tranche d'épaisseur dH de cette poutre.

Cette flexion induit un moment fléchissant M_y autour de l'axe y (perpendiculaire au plan représenté) égal au produit de la norme de la force F par le bras de levier *i.e.*, dans le cas présent, la distance entre le point d'application de la force et la section considérée. En faisant l'hypothèse des petites déformations, au niveau de chaque tranche d'épaisseur infinitésimale dH , la section effectue une rotation $d\theta$ autour de l'axe y . La déformation que subit chaque

tranche se fait uniquement selon l'axe z (le rayon reste égal à r) et vaut, pour les points situés à $x=r$:

$$\varepsilon = \frac{dz}{dH} \quad (3)$$

avec dz , le mouvement relatif d'étirement (d'un côté) ou de raccourcissement (de l'autre côté) des deux faces de la petite tranche dH .

La courbure de la poutre au niveau de la section située à la hauteur z correspond à la variation linéique d'angle :

$$C = \frac{d\theta}{dH} \quad (4)$$

La longueur dz correspond à :

$$dz = x \cdot \sin d\theta \quad (5)$$

avec $x=r$ sur la périphérie.

L'angle étant très petit, on pose $\sin(d\theta) \approx d\theta$. On a donc :

$$\varepsilon = x \cdot \frac{d\theta}{dH} = x \cdot C = \frac{x}{\rho} \quad (6)$$

Avec ρ , le rayon de courbure *i.e.* l'inverse de la courbure.

A ce stade, résoudre le problème de mécanique consiste à trouver la valeur de la courbure C (ou de son inverse ρ) qui définit complètement la fonction déformation $\varepsilon(x)$. Intuitivement, cette courbure est d'autant plus forte que le produit force appliquée \times bras de levier, c'est à dire le moment fléchissant appliqué, est grand. Mais elle est également d'autant plus petite que la taille de la section, c'est à dire son diamètre, est grand, ou que la rigidité du bois est grande. Pour exprimer rigoureusement la relation qui lie la courbure à la force appliquée, à la géométrie de la tige et aux propriétés de son bois, la loi de Hooke, qui lie déformations et contraintes locales du matériau, est utilisée :

$$\sigma = E_L \cdot \frac{x}{\rho} \quad (7)$$

Avec E_L , le module longitudinal d'élasticité (rigidité du bois).

Puis on écrit que, selon le principe de l'action et de la réaction, la somme, selon x et y (donc sur toute la surface de la section), des moments dus aux contraintes locales (*i.e.* les forces $\sigma dx dy$ exercées dans la direction z sur chaque unité de surface $dx dy$) doit être équilibré par le moment exercé par la force extérieure $M_y = F (H-z)$ (H : longueur totale de la base à la hauteur du point d'application de la force, $H-z$ bras de levier):

$$\int \int_{y \ x} \sigma \cdot x \cdot dx \cdot dy = F(H - z) \quad (8)$$

ou encore :

$$\begin{aligned} \int \int_{y \ x} \sigma \cdot x \cdot dx \cdot dy &= \int \int_{y \ x} E_L \cdot \frac{x}{\rho} \cdot x \cdot dx \cdot dy \\ &= E_L \cdot \frac{1}{\rho} \int \int_{y \ x} x^2 \cdot dx \cdot dy = E_L \cdot C_z \cdot \int \int_{y \ x} x^2 \cdot dx \cdot dy = F(H - z) \end{aligned} \quad (9)$$

L'équation (9) s'écrit classiquement :

$$E_L \cdot C \cdot I = M_y \quad (10)$$

avec $I = \int \int_{y \ x} x^2 \cdot dx \cdot dy$, intégrale géométrique qui ne dépend que de la forme et de la taille de

la section, appelée moment second d'aire ou moment d'inertie de la section. I est égal à $I = \pi \cdot r^4 / 4$ dans le cas d'une section circulaire. La poutre étant cylindrique, ici I ne dépend pas de z , sinon I_z est calculé en fonction de $r(z)$. Le produit $E_L I$ définit la rigidité de la poutre en flexion.

L'équation (10) permet de calculer la courbure C qui, comme prévu, augmente avec la force F , avec le bras de levier $(H-z)$ et diminue avec E_L et I .

Connaissant la condition d'encastrement, c'est à dire l'inclinaison de la base ($z=0$), la somme selon z des courbures donne l'inclinaison globale de la tige provoquée par l'application de la force extérieure. Une nouvelle intégration selon z de l'inclinaison permet ensuite de calculer la flèche, *i.e.* le déplacement de l'extrémité libre, induite par la flexion.

d) Etats critiques ou limites, sécurité, flambement

Pour chaque solide, dans chaque situation, il existe des paramètres critiques qui sont les limites extrêmes de résistance à la rupture ou à la stabilité. Pour la rupture, le critère est une donnée du matériau, la contrainte critique σ_{crit} au-delà de laquelle le matériau se casse. Pour savoir si la tige va pouvoir supporter la charge appliquée, il faut donc vérifier que la contrainte localement exercée par la charge F est bien partout inférieure à la valeur critique du matériau σ_{crit} . Sur chaque section de la poutre en flexion, la déformation maximale induite par la flexion se fait sur la périphérie donc pour $x=r$, l'équation (6) donne alors :

$$\varepsilon_{\max} = C \cdot r \quad (11)$$

Donc, selon l'équation (10):

$$\varepsilon_{\max}(z) = \frac{M_y}{E_L \cdot I} \cdot r = \frac{F(H - z)}{E_L \cdot I} \cdot r \quad (12)$$

Lorsque la tige est cylindrique, donc avec I et r indépendants de z , la valeur maximale le long de la tige est atteinte à la base, en $z=0$, donc :

$$\varepsilon_{\max} = \frac{FH}{E_L \cdot I} \cdot r \quad (13)$$

Et, selon la loi de Hooke :

$$\sigma_{\max} = E_L \cdot \frac{FH}{E_L \cdot I} \cdot r = \frac{r \cdot FH}{I} \quad (14)$$

Le risque de rupture est donc maximal à la base et la rupture survient lorsque :

$$\sigma_{\max} = \sigma_{crit} = \frac{r \cdot FH}{I} \quad (15)$$

Soit, pour une charge critique :

$$F_{crit} = \frac{\sigma_{crit} \cdot I}{rH} \quad (16)$$

Par ailleurs, lorsque $\sigma_{\max} < \sigma_{crit}$, il est possible de calculer un coefficient de sécurité K_s comme le rapport entre l'état critique et l'état réel :

$$K_s = \frac{\sigma_{crit}}{\sigma_{\max}} \quad (17)$$

Plus le coefficient K_s est grand, plus la structure est loin de son état critique. Ce coefficient est aussi utilisé, en construction, pour se fixer une marge de sécurité et concevoir la structure en fonction de cette valeur.

En ce qui concerne la limite de stabilité relative à la longueur maximale possible de la poutre, la longueur critique H_{cr} est la longueur au-delà de laquelle l'équilibre stable est dépassé, toutes choses égales par ailleurs. Ce dépassement de l'équilibre stable est appelé flambement (Laroze 1988) : l'équilibre stable d'un mat vertical signifie que, lorsqu'on le fléchit légèrement, puis qu'on relâche la force F de flexion, il revient de lui même à sa position verticale initiale. Au delà d'un certain poids propre ou d'une certaine longueur, la moindre perturbation ne se traduit pas par un retour à la position initiale, mais par une augmentation catastrophique de la petite perturbation initiale : on dit que la poutre « flambe ». Le comportement post-flambement peut aller jusqu'à la rupture si la flexion occasionnée dépasse les limites critiques du matériau ou atteindre un nouvel équilibre avec une nouvelle forme fortement fléchie par rapport à la situation verticale initiale. Une poutre verticale ayant dépassé sa limite de flambement va donc se retrouver cassée ou très fortement fléchie. La limite de flambement d'une poutre verticale peut s'exprimer comme le dépassement d'une hauteur critique (à rigidité, densité et quantité de matériau égales), ou bien d'une charge

critique (un poids maximal pour une rigidité de matériau et une géométrie fixées). Le cas de la hauteur critique pour un arbre est développé au § 3.1.3.b). Pour ce qui est du poids critique, il se calcule selon la formule généralisée d'Euler (Stepine 1986).

Dans le cas de poutre présenté :

$$P_{crit} = \frac{\pi^2 \cdot E \cdot I}{4H^2} \quad (18)$$

e) Modéliser la flexion induite par la croissance en masse

Quand un axe n'est pas ou plus parfaitement vertical, son inclinaison est susceptible d'augmenter et notamment dans le cas des arbres pour lesquels la croissance permanente provoque l'augmentation de la biomasse donc de la force F . Basée également sur la théorie des poutres, la modélisation de la perturbation de la verticalité d'une poutre par la croissance en masse proposée par Fournier et al. (2006) s'écrit :

$$\frac{dC_g}{dD} = \frac{g}{EI} \frac{d(MH_g \sin GL)}{dD} \quad (19)$$

où dC_g (m^{-1}) est la courbure induite par l'incrément de poids entre D et $D+dD$ (D est le diamètre de la section considérée), E (Pa) est le module longitudinal d'élasticité du bois, I , le moment d'inertie de la section (donnée par $I=\pi D^4/64$), g est l'accélération de la pesanteur (9.81 N.kg^{-1}), $d(MH_g \sin GL)$, le moment fléchissant induit par l'incrément de biomasse dM (kg) x H_g (m), la hauteur du centre de gravité de la portion de l'arbre située au-dessus de la section considérée ; GL (radians) est l'inclinaison globale de l'arbre. Ici, la section considérée est circulaire.

3.1.2. Les propriétés mécaniques du bois

a) La densité et ses variations

La propriété fondamentale dont découlent toutes les propriétés mécaniques du bois est la densité. La densité est la masse volumique du matériau rapportée à la masse volumique de l'eau. C'est une propriété sans unité, égale à la masse volumique exprimée en $g.cm^{-3}$ ou en tonnes. m^{-3} . Elle tient d'une part à la constitution et l'épaisseur des parois cellulaires et au contenu en eau (humidité) du matériau. La masse volumique des parois en elle-même est assez invariable, à l'état anhydre, avec une valeur de 1.54 g.cm^{-3} (Guitard 1987). La densité du bois dépend donc ensuite de la quantité relative de paroi dans sa constitution, du degré d'imprégnation en eau des parois, de la quantité d'eau et de solutés dans le lumen (cavité) des cellules du bois. Ainsi, la densité du bois sec varie entre 0.2 et 1.3 selon les espèces du fait de

la porosité variable (Thibaut *et al.* 1993). Les variations de densité sont donc observées entre espèces (Guitard & El amri 1987; Suzuki 1999; Osunkoya *et al.* 2007), entre localisations géographiques (Guitard & El amri 1987; Muller-Landau 2004; Chave *et al.* 2006), au sein d'un même arbre : longitudinalement (Rueda & Williamson 1992; Espinoza 2004) et radialement (Wiemann & Williamson 1988; de Castro *et al.* 1993; Woodcock & Shier 2002). Le dernier point se traduit principalement par une augmentation de la densité du centre vers la périphérie du tronc (Wiemann & Williamson 1989) mais certains auteurs rapportent aussi des variations en sens inverse (Woodcock & Shier 2002).

b) Le module longitudinal d'élasticité, sa mesure et son estimation

Des machines d'essai mécanique permettent de maîtriser les forces appliquées sur un solide (donc d'imposer une contrainte connue) et d'en mesurer les déformations. Il est alors possible de déduire de tels essais le module d'élasticité E du matériau. Un module E correspond, selon la loi de Hooke (voir Eq. (1)), à la pente de la droite liant une contrainte appliquée à la déformation qu'elle entraîne dans la même direction (étirement lié à une force de traction ou contraction liée à une pression). Cette pente est définie dans le domaine d'élasticité linéaire du matériau *i.e.* la gamme de contraintes qui entraîne uniquement des déformations linéaires et réversibles. Dans notre cas, le module qui nous intéresse est le module longitudinal E_L , c'est à dire celui qui exprime la relation entre contraintes et déformations dans l'axe des tiges généralement confondu avec le fil du bois (grand axe des fibres).

Plusieurs paramètres jouent sur la précision de la mesure de E_L . Le bois est fortement anisotrope, la mesure de E_L doit donc être effectuée sur des échantillons soigneusement orientés sous peine de mesurer un module plus faible intermédiaire entre le longitudinal et le transverse, avec des variations possibles de l'ordre de 1 à 10 (Guitard 1987). Par ailleurs, le comportement du bois dépend de l'humidité. Au dessus du point de saturation des fibres (humidité (environ 30%) à laquelle les parois cellulaires sont saturées en eau), E_L varie peu mais il est environ 20% plus faible que le module du bois sec habituellement caractérisé par les technologues (à 12% d'humidité) (Guitard 1987). Pour la mécanique du bois dans l'arbre, il faut donc s'assurer que les mesures de E_L sont faites au dessus du point de saturation des fibres, autant que possible dans un état vert n'ayant pas subi de cycles de séchage. De plus, le bois est un matériau viscoélastique, il répond différemment en fonction du temps et de la vitesse de sollicitation. Pour la mécanique de l'arbre, les forces peuvent être appliquées à des temps caractéristiques très différents, lentement pour l'augmentation en masse, très

rapidement pour une rafale de vent. Sans une étude approfondie de la dynamique des efforts (c'est à dire des données très précises sur la vitesse de sollicitation), il est difficile de décider des bonnes conditions expérimentales pour déterminer E_L . L'usage est de choisir la méthode la plus pratique (des méthodes quasi-statiques où l'effort est appliqué en quelques minutes aux méthodes dynamiques ou acoustiques où il est appliqué à haute fréquence (Brancheriau *et al.* 2002)) sans autre réflexion. Enfin, le bois est un matériau hétérogène de sorte que l'échelle de mesure – sur tige entière ou sur petits échantillons – a également un impact. La mesure sur tige entière a pour la mécanique de l'arbre l'intérêt de représenter directement la propriété moyenne de la tige, mais ce n'est généralement pas celle pratiquée par les technologues donnée par les bases de données sur les propriétés du bois. La détermination de E_L est donc facilement entachée d'une forte incertitude de sorte que E_L est, par nature, difficile à définir avec une précision forte.

A partir d'une compilation de données, issues de méthodes quasi-statiques, Guitard et El Amri (1987) ont proposé un modèle donnant le module d'élasticité longitudinal du bois sec d'une espèce en fonction de sa densité à 12% d'humidité. Le modèle a été établi empiriquement à partir d'une base de données de 80 espèces feuillues et résineuses, tempérées et tropicales. La base théorique de ce modèle est le lien qui existe entre module d'élasticité et densité du bois en tant que matériau cellulaire.

L'application, dans la direction longitudinale, d'une force F sur une surface S d'un échantillon de bois, à 12% d'humidité, de longueur L , génère une contrainte :

$$\sigma_{bois} = \frac{F}{S_{bois}} \quad (20)$$

Si la déformation longitudinale ε ($\varepsilon = \Delta L / L$) se fait dans le domaine élastique, la loi de Hooke donne :

$$\sigma_{bois} = \varepsilon E_{bois} \quad (21)$$

avec E_{bois} , le module longitudinal d'élasticité de l'échantillon.

Le bois, matériau cellulaire, est composé de parois et de vides. Or, pour une même déformation longitudinale, seules les parois cellulaires participent au support de la force appliquée. On a alors :

$$\sigma_{paroi} = \frac{F}{S_{paroi}} = \varepsilon E_{paroi} \quad (22)$$

Et donc :

$$\frac{E_{paroi}}{E_{bois}} = \frac{S_{bois}}{S_{paroi}} \quad (23)$$

En multipliant les surfaces par la longueur de l'échantillon, viennent les volumes :

$$\frac{E_{paroi}}{E_{bois}} = \frac{V_{bois}}{V_{paroi}} \quad (24)$$

Le rapport entre le module d'élasticité des parois cellulaires et le module apparent du bois massif macroscopique est égal au rapport des volumes, donc à la porosité du matériau. En multipliant cette fois-ci par la masse de l'échantillon, ce rapport est égal au rapport des masses volumiques ou densités :

$$\frac{E_{paroi}}{E_{bois}} = \frac{M}{V_{paroi}} \cdot \frac{V_{bois}}{M} = \frac{\rho_{paroi}}{\rho_{bois}} \quad (25)$$

Avec ρ_{paroi} la masse volumique de la matière ligneuse.

Donc :

$$E_{bois} = \left(\frac{E_{paroi}}{\rho_{paroi}} \right) \rho_{bois} \quad (26)$$

Or ρ_{paroi} est considérée comme constante quel que soit le bois et égale à 1.54 g.cm^{-3} (Guitard 1987). E_{paroi} est considéré comme très dépendant de l'orientation des microfibrilles de cellulose et de la composition chimique des parois, *a priori* variable à l'intérieur d'une espèce mais moins variable en moyenne entre espèces (Keller 1994). Par ailleurs ρ_{bois} , qui traduit les différences de porosité entre espèces, est très variable, de 0.2 à 1.3 (densité du bois sec à l'air) dans la gamme des espèces courantes tropicales. On s'attend donc à ce qu'au sein d'un échantillon traduisant une diversité d'espèces avec une bonne gamme de variation de la densité, E_{bois} varie linéairement avec ρ_{bois} avec une bonne corrélation. De fait, les ajustements empiriques de Guitard et El Amri (1987) donnent $0.88 < R^2 < 0.92$, avec néanmoins nécessité d'utiliser des relations différentes entre conifères et angiospermes, ce qui traduit sans doute des différences de propriétés moyennes des parois entre les deux types de bois.

Dans cette thèse, le choix a été fait d'utiliser l'adaptation de ce modèle par Fournier et al. (2006), qui a établi une formule pratique pour prédire, au sein de la diversité des espèces d'angiospermes tropicales, le module d'élasticité du bois vert en fonction de l'infradensité du bois. Une bonne relation existe entre propriétés du bois à l'état sec (au dessous du point de saturation des fibres) et à l'état vert (bois dans l'arbre sur pied, au dessus du point de saturation des fibres). Guitard (1987) le montre en donnant la relation suivante, pour des

humidités inférieures au point de saturation des fibres au-delà duquel les valeurs de module d'élasticité se stabilisent:

$$E_L^{Hum} = E_L^{12\%} (1 - 0.015(Hum - 12)) \quad (27)$$

avec E_L le module longitudinal d'élasticité et Hum le taux d'humidité.

La version du modèle de Guitard et El Amri (1987) selon Fournier et al. (2006), utilise l'infradensité du bois (masse anhydre/volume vert) à la place de la densité à 12% d'humidité. Outre le retrait de 12% d'eau sur la masse, la conversion entre densité à 12% et infradensité requiert une correction de volume par le coefficient de gonflement entre le bois sec à l'air et le bois vert. Fournier et al. (2006) ont pris un coefficient moyen entre les espèces, fourni par les bases de données technologiques du CIRAD. L'infradensité est une mesure couramment pratiquée par les biologistes et les écologues car elle représente la quantité de matière sèche contenue dans une unité de volume du tissu dans l'organisme vivant. De plus, sa mesure gagne en précision sur la mesure de la densité à 12% car les conditions d'humidité sont aux extrêmes et le taux d'humidité n'a pas à être contrôlé. La mesure consiste en un assèchement total de l'échantillon par un passage d'au moins 3 jours (selon la taille et l'état de l'échantillon) en étuve à 103°C. La masse anhydre est alors déterminée par pesée. Puis les échantillons sont saturés en eau dans une cloche à vide durant plusieurs jours jusqu'à disparition de tout dégagement gazeux des échantillons. Le volume saturé est déterminé par immersion et mesure du volume d'eau déplacé (principe d'Archimède).

La vaste gamme de densité des bois utilisés dans cette thèse et les objectifs de comparaison interspécifique qui s'accordent avec le champ de validité du modèle de Guitard et El Amri (1987) d'une part, la facilité de mesure de l'infradensité à comparer avec l'incertitude sur les mesures de module d'élasticité d'autre part, ont justifié le choix d'utiliser l'infradensité comme estimateur du module longitudinal d'élasticité du bois vert. La formule utilisée (Fournier *et al.* 2006) est :

$$E_L = 10400 \left(\frac{\text{infra}\rho}{0.53} \right)^{1.03} \quad (28)$$

La mesure de l'infradensité dans ce travail permet une comparaison des espèces partageant les mêmes conditions de croissance. La taille des arbres utilisés (juvéniles de diamètre inférieur à 10 cm) permet d'effectuer une mesure intégratrice de toute la section ; cependant, les variations de qualité de bois sur la section et leur contribution à la rigidité de l'axe sont ainsi arbitrairement effacées. Afin de s'affranchir de la variabilité longitudinale de la densité, les mesures ont été répétées à plusieurs hauteurs dans l'arbre.

c) Le bois, un matériau précontraint

Les cellules produites par le cambium, et destinées à former le bois ou xylème, sont initialement indifférenciées. Elles se différencient durant leur mise en place et leur croissance autrement dit leur maturation. Initialement, chaque cellule est uniquement contenue dans sa paroi primaire qui est souple et extensible et entourée de la lamelle mitoyenne (Figure 3.2), qui assure l'adhérence des cellules entre elles. Cette lamelle est constituée d'éléments pectiques et, par la cohésion qu'elle donne au matériau bois, elle est un élément très important de sa résistance à la rupture. La paroi primaire est, quant à elle, constituée de microfibrilles de cellulose engluées dans une matrice constituée principalement de lignines, de substances pectiques et d'hémicelluloses, ce qui est la structure commune à toutes les parois des cellules du bois. Les différences viennent ensuite des proportions et positionnements des différents constituants (Keller 1994). Une fois leur taille définitive atteinte, les cellules meurent et leur paroi se lignifie et s'épaissit par la formation d'une paroi secondaire rigide. Contrairement à la paroi primaire, les microfibrilles de cellulose de la paroi secondaire sont orientées parallèlement les unes aux autres. Cette paroi, pour les fibres, consiste en trois couches (S_1 , S_2 , S_3) successivement déposées à l'intérieur de la paroi primaire, la couche S_3 étant la plus interne (Figure 3.2). La couche S_2 se singularise par son épaisseur, elle représente jusqu'à 85% de la paroi de chaque fibre. Cette prépondérance fait que les propriétés physiques des parois découlent principalement de l'orientation de la matière dans cette couche. Les microfibrilles de cellulose y ont, en temps normal, une inclinaison de 5 à 30° par rapport à l'axe de la cellule *i.e.* à la direction longitudinale. Cette orientation contraste avec celles observées dans les couches S_1 et S_3 où elles sont de 60 à 90°.

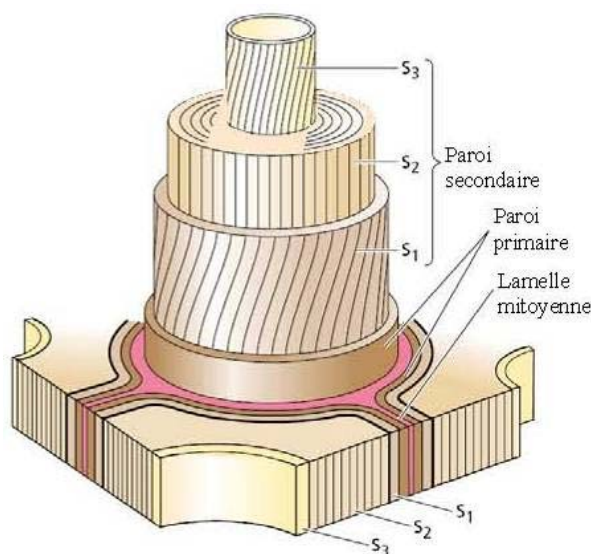


Figure 3.2. Structure des parois des fibres du bois et assemblage des cellules entre elles.

Lors de la maturation cellulaire, c'est-à-dire à la fin de la différenciation de la paroi secondaire au cours de la lignification, les fibres ont tendance à gonfler dans la direction transverse et à se raccourcir dans la direction longitudinale (Archer 1986). La forte cohésion qui existe avec les autres cellules, et notamment avec les cellules anciennes dont l'installation est finie, limite très fortement cette tendance. La paroi des cellules les plus récentes est donc mise en tension (dans la direction longitudinale du fil du bois), cette tension de la nouvelle couche périphérique étant équilibrée par l'ajout d'une compression dans les cellules plus anciennes. Ces contraintes sont appelées contraintes de maturation (Boyd 1972; Fournier *et al.* 1994). A l'échelle de la croissance de la section entière, ce phénomène provoque un gradient d'état mécanique entre le centre et la périphérie du tronc : le très jeune bois périphérique est soumis à sa tension initiale alors que le bois plus ancien du centre, initialement tendu lors de sa formation, se retrouve de moins en moins tendu, puis de plus en plus comprimé au fur et à mesure des formations des couches plus périphériques. Le matériau bois est dit précontraint.

3.1.3. Forme et stabilité

a) La forme des arbres et sa modélisation

Plusieurs théories ont été établies visant à modéliser la forme des troncs d'arbres selon des notions « d'optimisation du design mécanique » (Greenhill 1881; Esser 1946; McMahon & Kronauer 1976). Ces théories, leurs bases mécaniques et leurs limites ont été synthétisées et surtout discutées par plusieurs auteurs (Mattheck 1995; Moulia & Fournier 1997; Niklas & Spatz 2004). Ces théories reposent toutes sur un principe de maximisation d'une fonction de sécurité mécanique, sous des sollicitations données, compte tenu de contraintes (au sens mathématique) sur la forme et les dimensions de l'axe, les propriétés du bois. Deux types de sollicitations sont principalement pris en compte : chargement par le poids propre (action de la gravité) et chargement par le vent. Les fonctions à optimiser sont soit la sécurité au flambement sous le poids propre, exprimée à partir d'une charge ou d'une hauteur critique, soit la résistance à la rupture sous une force horizontale (le vent). Ces théories sont rarement débattues (Moulia & Fournier 1997) mais largement utilisées, sous des formes simplifiées diverses. Elles servent notamment à donner une signification aux relations entre hauteur et diamètre des arbres, au niveau populationnel, en fournissant des valeurs fixes de l'exposant de la loi allométrique $H = \alpha D^\beta$. Les auteurs mesurent hauteur et diamètre et cherchent à savoir quel modèle est suivi par les spécimens étudiés (McMahon 1973; Morgan & Cannell 1994; O'Brien *et al.* 1995; Sposito & Santos 2001; Cordero 2007). Or, pour développer ces modèles

populationnels, tous les paramètres autres que H et D (propriétés du bois, forme et défilement du tronc...) sont supposés constants dans la population, généralement sans vérification empirique. De plus, les hypothèses sous-jacentes de modélisation (géométrie de la structure, distribution des masses...) et le choix d'une sollicitation prépondérante (vent/poids propre) ne sont pas discutées (Mouliia & Fournier 1997). Or, les contraintes qui lient les paramètres autres que H et D de même que les fonctions de sécurité à maximiser sont susceptibles de varier avec l'âge de l'individu, son espèce, ses conditions de croissance (Larson 1963). Les sources de variation sont *a priori* nombreuses. Dans un contexte précis, il est donc important de choisir le modèle prenant en compte les paramètres les plus pertinents par rapport à la question posée en validant le choix des contraintes mathématiques et de la fonction de sécurité dans chaque situation étudiée, ce qui est très rarement fait (Mouliia & Fournier 1997). Enfin, les valeurs elles-mêmes des coefficients de sécurité optimaux ne sont généralement pas explicitées (on se contente de poser que la sécurité est optimisée à une valeur constante dans la population) alors que ces valeurs sont souvent très grandes, ce qui conduit certains auteurs à s'interroger légitimement sur le sens d'une optimisation mécanique en l'absence de tout risque réel (Niklas & Spatz 2004). Niklas et Spatz (2004) montrent alors que d'autres théories, hydrauliques par exemple, peuvent conduire à expliquer les mêmes coefficients allométriques.

Dans notre cas, le vent étant un facteur peu contraignant en sous-bois tropical (les déracinements et casses dus au vent sont rarement observables chez les juvéniles (Turner 2001)) et les conditions de couvert dense se traduisant par un élancement extrême et une très faible sécurité observée au flambement, le modèle de Greenhill (1881) a été choisi pour calculer la sécurité mécanique des jeunes arbres du sous-bois tropical humide. Ce modèle semble à la fois général (il permet de prendre en compte des cas assez variables de défilement des troncs et de répartition des masses) et économe en paramètres.

b) Le modèle de Greenhill (1881)

Ce modèle s'intéresse à la stabilité élastique des arbres et à leur résistance au flambement, c'est-à-dire à un changement d'équilibre sous l'effet du poids propre de l'arbre entier (cf § 3.1.1.d). Greenhill (1881) a été le premier à proposer une modélisation de ce principe pour des arbres. L'objectif de sa modélisation est de calculer la hauteur critique au-delà de laquelle un arbre, assimilé à une poutre avec des caractéristiques données, flamberait. Différents degrés de complexité sont utilisés par Greenhill, chaque degré correspondant à un cas particulier du modèle global. Dans cette thèse, le modèle global a été utilisé.

La poutre utilisée pour concevoir ce modèle est parfaitement encastree à sa base et libre à son autre extrémité, verticale, de section circulaire, avec un module longitudinal d'élasticité uniforme et soumise uniquement au chargement par son poids propre. Son défilement est donné par la loi :

$$r(z) = r_0 \cdot \left(1 - \frac{z}{H}\right)^n \quad (29)$$

Où z est une position le long de la poutre, $r(z)$ le rayon de la section à la hauteur z , r_0 , le rayon de la section à la base de la poutre, H , la hauteur totale de la poutre et n , le paramètre définissant le défilement de la poutre. L'exposant n peut prendre une infinité de valeurs. Quelques cas particuliers permettent de se représenter le sens de cette équation : si $n=0$, la forme est cylindrique, si $n=1$, la forme est conique.

La distribution de la masse est donnée par :

$$M(z) = M_{tot} \cdot \left(1 - \frac{z}{H}\right)^m \quad (30)$$

Où $M(z)$ est la masse cumulée au-dessus de la hauteur z , M_{tot} , la masse totale de la structure et m , le paramètre définissant la distribution de la masse. Si $m=1$, la masse est uniformément répartie le long de la structure, si $m>1$, la masse est d'autant plus concentrée vers le bas de la poutre que m augmente, et inversement si m est inférieur à 1 et diminue.

La fonction $y(z)$ définit la flèche de la section située à une hauteur z dans la poutre. En partant de l'égalité $M=CEI$ tirée de la théorie des poutres en flexion (cf §3.1.1.c) et en exprimant chacun de ses termes selon les paramètres du problème, une expression de $y(z)$ est établie. L'utilisation des conditions aux limites et une résolution mathématique complexe permettent de déterminer H_{crit} i.e. la hauteur maximale de la structure considérée, au-delà de laquelle le flambement se produit. Le détail des calculs et la résolution complète pour le cas simplifié où la masse est uniformément répartie ($m=1$) sont présentés en annexe de cette thèse.

Le document de Greenhill détaille la résolution de l'équation différentielle donnant la valeur critique de l'équilibre instable, mais il est difficile à lire pour le non-mécanicien qui cherche des formules pratiques. Nous en avons donc tiré la formulation suivante de H_{crit} (la détermination de cette forme sera détaillée dans le chapitre II) :

$$H_{crit} = 0.21 \cdot E^{1/4} \cdot F^{1/2} \cdot V^{1/4} \cdot L^{-1/4} \quad (31)$$

Où E , est le module longitudinal d'élasticité de l'arbre, déduit de l'infradensité comme expliqué plus haut (cf §3.1.2.b), F est le facteur de forme qui est une fonction de n et de m , V

est le volume du tronc donc de la structure de soutien et L le rapport entre la masse totale de l'arbre et V .

Ce modèle est adapté à notre cas d'étude car il intègre les variations de forme de tronc entre individus grâce à son paramètre de défilement. De plus, le paramètre m permet de tenir compte de l'intégralité de la biomasse de l'arbre, branches (axes et feuilles) comprises.

Le rapport entre la longueur critique de l'arbre et sa longueur réelle est appelé facteur de sécurité (FS). Plus ce facteur est fort, et plus l'arbre est loin de sa limite de flambement ($FS=1$). Dans le cas de l'étude écologique de la stabilité des jeunes tiges, en vue d'analyses graphiques et statistiques, il est préférable d'utiliser l'inverse de ce facteur, appelé facteur de risque (FR). En effet, dans un contexte où le risque de flambement est une contrainte écologique forte, les valeurs du risque FR sont contenues entre 0 et 1 pour les situations sereines, d'autant plus proches de zéro que le flambement n'est pas un risque majeur, et dépassent 1 quand l'arbre n'est plus autoportant (a dépassé sa limite de flambement). A l'inverse, la sécurité FS est d'autant plus forte que le flambement n'est pas un risque important, utiliser FS conduit donc à focaliser sur les fortes valeurs de sécurité, c'est à dire les situations où l'instabilité sous le poids propre n'est plus une contrainte écologique forte.

L'étude du comportement post-flambement des arbres est également importante car selon la gravité des conséquences (rupture ou simplement forte flexion), puis les capacités de récupération de l'organisme, l'impact du flambement sur la vie de l'arbre sera différent. En forêt tropicale, nous avons souvent observé de jeunes arbres très fortement ployés sous leur poids propre mais rarement de ruptures létales sous cet effet. On imagine alors que, pour un arbre capable de récupérer efficacement une direction de croissance appropriée, suite à un dépassement de ses limites de flambement, ou bien de revenir à une conformation autoportante en profitant de supports temporaires fournis par son environnement proche (donc capable d'assimiler le soutien fourni par ces supports), il est moins risqué d'approcher voire dépasser sa limite de flambement. Or se rapprocher de cette limite représente un investissement moindre dans la fonction de soutien pour une même croissance en hauteur et en surfaces assimilatrices, donc une économie de matière pour un même gain en énergie lumineuse. La combinaison du risque vis-à-vis du flambement avec les capacités de récupération et de modulation de la croissance suite à contact (gravitropisme et thigmomorphogénèse) est donc le noyau des stratégies biomécaniques étudiées dans cette thèse.

3.2. Défis et contraintes de la vie d'un arbre, écologie et processus biomécaniques physiologiques

On peut supposer que dans un sous-bois tropical où la lumière est le premier facteur limitant la croissance des plantes, maximiser l'interception et/ou l'utilisation de la lumière en minimisant les coûts de cette interception donne un avantage sélectif certain. L'investissement dans des structures de soutien et de positionnement de la surface assimilatrice est donc fondamental mais se fait au détriment d'un investissement plus massif dans cette surface (Wilson & Archer 1979; Mosbrugger 1990). Modéliser et étudier l'équilibre entre coût et bénéfice d'un point de vue biologique compte tenu des contraintes de la fonction de soutien est donc d'intérêt. De plus, pour pouvoir positionner les surfaces assimilatrices et les faire progresser vers la lumière, des processus de réponse aux signaux environnementaux, non nécessairement coûteux en énergie, sont nécessaires. Il est important de pouvoir orienter les axes par rapport à la gravité et de pouvoir répondre aux sollicitations mécaniques environnantes pour adapter le développement sans surinvestir dans la fonction de soutien. La modélisation mécanique de la stabilité a été vue au paragraphe précédent, les interactions entre plantes et signaux environnementaux sont maintenant abordées.

3.2.1. Les processus de réorientation

a) Les tropismes

Les tropismes sont des processus régulateurs permettant aux plantes d'orienter, d'une façon adaptée, leur croissance selon l'organisation de leur environnement physique, chimique et biotique (distribution des ressources, encombrement de l'espace, champ de gravité) et donc selon un stimulus orienté (Salisbury & Ross 1992). Les tropismes sont le pendant végétal des déplacements des animaux à la recherche de l'environnement le plus adapté (Darwin 1881). Ces processus impliquent l'existence de mécanismes de perception des signaux environnementaux, de transduction du signal généré dans l'organisme et de mécanismes de réponse à ces signaux (Salisbury 1993).

La position d'un organe, dans le champ de gravité, est déterminée selon une position de consigne nommée « gravitropic set point angle » (GSA) par Digby et Firn (1995) et dépendante de la fonction de cet organe. Cette position est néanmoins modulable par l'environnement et notamment par la distribution de la lumière (Myers *et al.* 1994; Hoson 1999; Correll & Kiss 2002; Digby & Firn 2002). Phototropisme et gravitropisme sont les tropismes les plus fréquemment étudiés (Fischer & Schopfer 1997; Hoson 1999; Correll &

Kiss 2002; Digby & Firn 2002; Berkovich *et al.* 2005) de par le fait que la lumière est la source d'énergie de la plante (et est fortement stratifiée verticalement et horizontalement en milieu forestier) et que la gravité est le signal environnemental d'intensité et de direction constantes guidant l'orientation principale de la croissance, et ce dès la germination (Barlow 1995). Cette orientation gravitropique est ensuite modulée par les autres signaux environnementaux (Hangarter 1997; Correll & Kiss 2002; Digby & Firn 2002). L'ensemble des signaux module la forme de la plante tout au long de sa vie, selon son environnement.

De nombreuses autres réactions ont été étudiées comme la sensibilité des jeunes racines aux contacts physiques avec le sol (Massa & Gilroy 2003). La réponse est une modification de l'orientation de la croissance appelée thigmotropisme (Jaffe *et al.* 2002). Dans ce cas, la réponse vise à l'évitement d'un obstacle et Massa et Gilroy (2003) ont montré qu'il y avait alors dominance de la réponse thigmotropique sur la réponse gravitropique car les jeunes racines contournent les obstacles en adoptant des directions de croissance non-conformes à leur gravitropisme négatif. Les plantes grimpantes, telles les lianes, utilisent leur sensibilité thigmomorphogénétique pour détecter et utiliser des supports en s'y accrochant (Jaffe *et al.* 2002; Schnitzer & Bongers 2002).

Les végétaux possèdent donc des mécanismes de perception et de régulation de leur orientation, et des processus moteurs pour en corriger les défauts qui diffèrent selon le type de plante. Dans le cas des ligneux, les processus moteurs font appel à la croissance radiale et aux précontraintes dues à la maturation cellulaire, en complément de la croissance différentielle observées sur les axes n'ayant que de la croissance primaire (Cosgrove 1997) qui ne permettrait que la réorientation à très court terme des parties apicales non lignifiées.

b) Les processus régulateurs

De nombreux travaux existent sur la perception de la gravité au niveau cellulaire et l'intégration et le traitement de ce signal. Le principal messager semble être l'auxine (Muday 2001; Esmon *et al.* 2006), un régulateur de croissance végétal dont la distribution serait modifiée suite à la perturbation de l'orientation mais les mécanismes de transduction du signal sont encore mal connus (Kutschera 2001). D'autres hypothèses existent comme une variation de sensibilité des tissus à l'auxine plutôt qu'une redistribution de cette hormone (Salisbury *et al.* 1988; Rorabaugh & Salisbury 1989). La perturbation de l'orientation serait détectée, dans la cellule, par des statolithes (grains d'amidon) dont la sédimentation provoquerait une réaction de mécanoperception membranaire (Blancaflor & Masson 2003) et une intégration du signal sur toute la plante. Mais plusieurs auteurs, travaillant sur différents

végétaux (champignons (Meskauskas *et al.* 1999) ou ligneux (Coutand *et al.* 2003)), ont montré que la courbure locale induite par la gravité serait le signal perçu par les végétaux au lieu de l'inclinaison globale.

c) Les processus moteurs

La majorité des études sur le gravitropisme portent sur des axes non lignifiés dont le principal mécanisme de réorientation est la croissance différentielle (Cosgrove 1997) *i.e.* d'intensité différente selon les faces de l'axe. Le processus, pour les axes lignifiés, est plus lent en termes de réponse, de par la présence d'une croissance secondaire et la rigidité nettement supérieure des tissus constitutifs. Le processus moteur de l'orientation des ligneux est une dissymétrie des structures du bois entre les faces des axes (Clarke 1939; Sinnott 1952) qui occasionne un différentiel de tension généré par la maturation cellulaire (cf § 3.1.2.c) : la face la plus tendue « tire » alors la face opposée (Fournier *et al.* 1994; Fournier *et al.* 1994). Cette dissymétrie est créée par la différenciation d'un bois dit de réaction et, en l'occurrence, bois de tension chez les angiospermes (Sinnott 1952). Sa contrepartie chez les gymnospermes est le bois de compression (Hejnowicz 1967). Le bois de réaction est présent dans les troncs comme dans les branches (Clarke 1939) pour lesquelles il permet d'assurer un certain angle avec le tronc. Il est parfois accompagné d'un excentrement de la croissance radiale, ce qui permet d'augmenter la dissymétrie des propriétés (Fisher 1975; Kucera & Phipps 1977; Fisher & Mueller 1983). L'excentrement de la croissance radiale sans différenciation de bois de réaction pourrait théoriquement suffire au processus de réorientation, mais est très rarement observée seule (Fisher & Marler 2006).

d) Les bois de réaction

Les propriétés du bois de réaction sont dues à la constitution particulière de ses cellules qui diffère en plusieurs points de celles du bois dit « normal » (Plomion *et al.* 2001; Du & Yamamoto 2007). Dans le cas du bois de tension, les cellules ont des parois moins lignifiées, plus cellulosiques et l'angle des microfibrilles de la couche S2 (cf Figure 3.2), par rapport à l'axe de la cellule, est inférieur à celui trouvé dans le bois normal. Les fibres sont en général plus longues (Jourez *et al.* 2001). Chez certaines espèces (Clair *et al.* 2006), une couche supplémentaire apparaît entre le lumen et la couche S3, la couche G (pour gélatineuse) qui se caractérise par une très forte teneur en cellulose et peu de lignine (Joseleau *et al.* 2004). Cette couche est composée de microfibrilles de cellulose faisant un angle quasi nul avec la verticale (Okuyama *et al.* 1994). Pour le bois de compression, le taux de lignine est plus élevé et le

taux de cellulose plus faible que ceux du bois normal et l'angle des microfibrilles est plus fort. Les fibres sont moins longues, plus rondes et avec une paroi plus épaisse. Les propriétés ultrastructurales des bois de réaction entraînent des comportements contrastés des cellules lors de la maturation (cf § 3.1.2.c) (Archer 1986): les cellules de bois de compression ont tendance à gonfler longitudinalement lors de leur maturation (au lieu du retrait normal du bois dit « normal »). Celles de bois de tension ont à l'opposé un retrait longitudinal de maturation très fort. Une zone de bois de tension, après maturation, agit donc comme un tendeur sur l'arbre entier, le bois de compression comme un vérin, chacun permet l'orientation ou la réorientation des axes par induction de courbures.

A l'échelle cellulaire, la variabilité du bois de réaction tient à l'absence/présence de couche G (Clair *et al.* 2006) pour le bois de tension, et à la présence ou non de méats intercellulaires ainsi qu'à une variation d'épaisseur des parois, ce qui joue sur la densité, pour le bois de compression (Gachet 2003). A l'échelle pariétale, elle tient à des différences d'orientation de l'angle des microfibrilles, de qualité et de quantité de la cellulose cristalline, des hémicelluloses ou des lignines (Ruelle *et al.* 2006; Du & Yamamoto 2007). Cette variabilité tient aussi à la quantité macroscopique de bois produit qui peut varier entre espèces (Badia *et al.* 2006). Les propriétés du bois de tension ont également été montrées comme variant de façon continue proportionnellement au stimulus: Jourez *et al.* (2001) ont montré que l'infradensité du bois de tension augmente avec le degré de l'inclinaison utilisée comme stimulus. Jourez et Avella-Shaw (2003) ont montré, eux, que la qualité du bois de tension et sa quantité (ouverture de l'arc du secteur de bois de tension) varie avec l'intensité et la durée du stimulus.

e) Modéliser l'efficacité du redressement

La mesure de l'efficacité du processus peut être approximée par la mesure de la dissymétrie des retraits de maturation (qui estime le différentiel de tension et donc la courbure occasionnée) entre les différentes faces de l'axe ligneux, mais d'autres paramètres géométriques peuvent interférer (comme l'excentrement de la croissance...). Fournier *et al.* (1994), repris par (Fourcaud *et al.* 2003; Fourcaud & Lac 2003; Fournier *et al.* 2006; Coutand *et al.* 2007), ont proposé un modèle du redressement des axes ligneux qui lie croissance radiale et dissymétrie de propriétés. Ce modèle est construit selon la théorie des poutres en flexion à partir d'une loi de comportement modifiée intégrant les déformations de maturation dans la nouvelle couche périphérique (cf § 3.1.2.c)) et conduit à la formule :

$$dC_R = \frac{\iint \alpha \cdot y \cdot dy \cdot dz}{I} \quad (32)$$

dC_R est la variation de courbure induite lors de la croissance de la section de S à $S+dS$, y et z sont les coordonnées dans le plan de la section, I est l'inertie de la section et α la valeur du retrait de maturation variable dans la couche périphérique dS (fonction de y et z , plus fort du côté du bois de tension).

La forme de l'axe est la combinaison de cette réaction et de la flexion permanente occasionnée par les efforts extérieurs (cf § 3.1.1.e). Cette variation de courbure doit donc être comparée à la courbure occasionnée par ces efforts extérieurs, notamment à la courbure due à la croissance en masse qui s'ajoute au même rythme et avec la même permanence (notions développées dans le chapitre III).

Les retraits de maturation s'estiment par la mesure des déformations résiduelles longitudinales de maturation (Fournier *et al.* 1994) en isolant (par une découpe) une petite surface de bois périphérique de l'action mécanique du reste du tronc et en mesurant sa déformation dans le sens du fil. Cet isolement permet le relâchement des précontraintes donc l'expression du retrait des cellules, initialement bloqué lors de la maturation. Cette mesure peut se faire par différentes techniques (Bonser & Ennos 1998; Huang *et al.* 2001; Coutand *et al.* 2004; Ruelle 2006) provoquant toutes des dégâts sur l'arbre, ce qui pose le problème de son utilisation dans des études écologiques à grande échelle comme la notre.

Dans ce travail, nous ne mesurerons donc pas directement de retraits de maturation mais nous estimerons théoriquement l'efficacité du processus gravitropique en modélisant l'inclinaison qu'aurait pris l'arbre entre deux stades de croissance (choisis arbitrairement) du fait de l'augmentation de masse portée en l'absence de toute réaction gravitropique (cf § 3.1.1.e), et en la comparant à l'inclinaison réellement observée (voir chapitre III).

Les modèles présentés ci-dessus et au § 3.1.1.e) montrent, pour le premier, une dépendance entre le résultat de la réaction et la taille et la forme des sections et pour le second, l'importance de la masse totale de l'arbre, de la qualité de son bois (E), de l'intensité du stimulus (GL), de la distribution de sa biomasse (H_g). L'ensemble de ces paramètres fait que la diversité fonctionnelle sur ce processus peut être envisagée. Selon la qualité (Coutand *et al.* 2007), la quantité (portion angulaire de la circonférence et profondeur du secteur) de bois de réaction produit (Jourez *et al.* 2001; Jourez & Avella-Shaw 2003), la vitesse de production, et l'intensité de l'éventuel excentrement de la croissance, le redressement d'un axe de même diamètre demandera un investissement différent.

Il faut souligner également qu'au processus gravitropique s'ajoute l'autotropisme (Firn & Digby 1979) qui consiste en la correction progressive de la position de l'axe en redressement par décourbure (Coutand *et al.* 2007). Ce processus semble commun à toutes les plantes ligneuses (Coutand *et al.* 2007) mais, soumis aux mêmes sources de variabilité que le processus gravitropique, il nécessite encore cependant une investigation biomécanique approfondie quant à sa diversité.

f) Existe-t-il une diversité fonctionnelle des paramètres des réactions gravitropiques ?

L'intensité des réactions gravitropiques dépend de la géométrie de la croissance radiale (vitesse et excentrement éventuel), des déformations de maturation longitudinale avec leur dissymétrie due à la formation de bois de réaction, de la capacité de la tige à percevoir son déséquilibre. Une des hypothèses de cette thèse est qu'il existerait des différences de performance des réactions gravitropiques entre espèces ou en fonction des exigences du stade de développement ou du milieu. La bibliographie donne plusieurs indices en faveur de l'existence d'une telle variabilité.

Le bois de réaction présente une variabilité anatomique (cf § 3.2.1.d) qui se répercute sur ses propriétés. Certains auteurs (Baillères *et al.* 1995; Alméras *et al.* 2005) rapportent une grande variabilité intra- et interspécifique des déformations résiduelles de maturation. La mise en place du bois de réaction se fait par la croissance radiale. La variabilité de la croissance radiale entre espèce, et selon les conditions, ajoute encore de la variabilité dans le processus de réorientation des ligneux. En effet, les croissances sont plus ou moins fortes selon l'espèce (Flores 2005), les conditions environnementales (Poorter 1998; Poorter 1999), l'ontogénie (Clark & Clark 1999). L'intensité de l'excentrement de cette croissance peut également varier (Fisher 1975; Jourez & Avella-Shaw 2003), dépendant notamment de la circulation de l'auxine, de l'intensité de la stimulation, de l'intensité de l'activité cambiale en lien avec la saison. La sensibilité des tissus aux signaux internes (réponse à la circulation de messagers) générés par la stimulation gravitropique semble variable (Evans 1991). La sensibilité temporelle à la stimulation (temps nécessaire au déclenchement d'une réaction) peut aussi varier (Jourez & Avella-Shaw 2003). Enfin, Digby et Firn (1995) soulignent que le GSA est modulable par les conditions environnementales mais change également selon le stade de développement des individus.

g) Le rôle de la lumière

La lumière a une forte influence sur les processus d'orientation et de réorientation des axes de par ses rôles de ressource *sine qua non* de la croissance et de signal environnemental entraînant un tropisme important (phototropisme). La disponibilité quantitative de la lumière module l'intensité de la croissance car c'est la source d'énergie de ce processus physiologique (Salisbury & Ross 1992). La distribution de la lumière provoque, elle, des modifications de la croissance comme une augmentation de l'élancement en cas de gradient vertical (King 1990) ou bien une réorientation vers une intensité lumineuse plus forte en cas de gradient horizontal de lumière (Matsuzaki *et al.* 2006), cas classique du sous-bois tropical du aux taches de lumière et au trouées (Chazdon & Fetcher 1984; Chazdon 1988). Dans ces cas-là, phototropisme et gravitropisme sont en interaction. Plusieurs auteurs ont étudié et/ou synthétisé les relations qui existent entre photo- et gravitropisme et donc leur synergie comme leur antagonisme (Hangarter 1997; Orbovic & Poff 1997; Hoson 1999; Tarui & Iino 1999; Grolig *et al.* 2000; Correll & Kiss 2002; Digby & Firn 2002; Berkovich *et al.* 2005). Les deux processus sont à l'évidence couplés car i) la croissance est à la fois nécessaire au gravitropisme et limitée par la lumière disponible, et ii) la lumière est le signal du phototropisme qui perturbe le positionnement de consigne (GSA) des axes dans le champ de gravité. De plus, il existe une interaction au niveau physiologique (Correll & Kiss 2002). Ces interactions physiologiques sont surtout démontrées chez les végétaux non-ligneux ou non encore lignifiés (jeunes pousses ou racines) par l'utilisation de mutants incapables de répondre à l'un des deux signaux ou bien par découplage des signaux (microgravité ou manipulations dans l'obscurité).

Les deux processus ont des messagers communs dans les phases de transduction et de réponse : l'auxine et l'éthylène, « hormones » végétales, le calcium, les phytochromes, et des inhibiteurs de l'auxine. L'auxine est impliquée dans les phases de réponse des deux processus : sa redistribution et/ou les variations de sensibilité des tissus à sa présence et de distribution de ses inhibiteurs génèrent les modulations de la croissance impliquées dans les tropismes (Evans 1991; Forest *et al.* 2006). Ethylène et calcium sont des messagers secondaires. Les interactions dues aux phytochromes impliquent que la qualité de la lumière influe aussi sur la réaction gravitropique (Hangarter 1997). Les phytochromes modifient la distribution de l'auxine.

Les deux processus diffèrent pour la phase de perception du signal (photorécepteurs contre sédimentation intracellulaire) mais partagent des messagers dans les phases de transduction et de réponse.

Dans cette thèse, nous observerons essentiellement la base des troncs à des stades de développement (juvéniles) où le tronc est bien différencié, et sur des échantillons à la fois importants et éloignés des situations à éclaircissement fortement dissymétrique (lisière, arbres dominants sur forte pente (Langham 1941; Matsuzaki *et al.* 2006)). L'hypothèse d'un GSA vertical et d'une prépondérance du gravitropisme sur le phototropisme semble alors acceptable.

Les réponses tropiques sont un cas de réaction de la plante impliquant la génération d'efforts mécaniques pour « pousser droit » contre l'effet de la gravité. De façon générale, la gravité et d'autres paramètres environnementaux comme le vent ou la pluie induisent des sollicitations mécaniques. Les végétaux sont capables de les percevoir et d'y répondre en modifiant leur croissance en quantité et qualité.

3.2.2. Les processus de perception et de réponse aux sollicitations mécaniques

Les sollicitations mécaniques sur les végétaux sont induites, en milieu naturel, par le vent, la pluie, les contacts plus ou moins appuyés avec les congénères et, en conditions culturales ou expérimentales, par toutes les manipulations et les traitements (déplacement des pots, mesures diverses, manipulation des axes et des feuilles...) (Telewski 2006). L'ensemble de ces facteurs induit des signaux mécaniques exprimables en terme de mode de sollicitation de l'organe ou du tissu et qui sont souvent complexes (le vent induit par exemple à la fois des flexions, des torsions, et de façon plus dynamique – vibrations – que quasi-statique) que la plante perçoit et qui déclenchent des processus physiologiques de réponse. Il est important, pour comprendre ces processus, d'identifier précisément les sollicitations perçues afin de pouvoir les quantifier et en étudier les réponses.

a) Notion de sollicitation mécanique et perception par les végétaux

Classiquement, les processus en lien avec les sollicitations mécaniques sont classés en deux larges catégories : la thigmomorphogénèse (réponses aux sollicitations par contact) (Boyer 1967; Jaffe 1973) et la seismomorphogénèse (réponses aux sollicitations dynamiques sans contacts (vibrations, vent)) (Mitchell et al. 1975 cités par (Coutand 1999)). Le problème que représente cette classification est qu'elle englobe à la fois des sollicitations différentes sous le même terme (un contact peut induire une pression, une flexion, une blessure, une vibration) et des sollicitations similaires sous deux termes différents (le vent induit des flexions, qui

peuvent aussi être provoquées par un contact). Il apparaît donc important de sortir de cette classification globale basée sur l'origine des sollicitations, pour parler de mécanoperception et identifier précisément le signal perçu au niveau cellulaire suite à chaque type de sollicitation (Moullia 2007). Les sollicitations mécaniques, en dehors de celles induisant des lésions importantes, résultent en des déformations locales (Jaffe *et al.* 2002) : raccourcissements, élongations, cisaillements. De plus, il a été montré que la réponse est fonction de la dose de sollicitation (réponse=f(intensité x durée x nombre de répétitions)) (Telewski & Pruyn 1998; Moullia *et al.* 2006). La caractérisation de ces déformations au niveau local (nature (type et orientation), intensité, durée) et à une échelle plus grande (champ de déformations dans l'ensemble des tissus percepteurs) est donc nécessaire (Coutand *et al.* 1997; Coutand & Moullia 2000). L'étude, au niveau de la plante entière, est permise par intégration du champ de déformations (Coutand 1999).

Les mécanismes de perception des déformations cellulaires semblent reposer sur le fait que les déformations des parois activent des canaux ioniques de la membrane cellulaire ce qui provoque donc des modifications électriques et chimiques (le calcium est impliqué) assurant la transduction du signal (Fasano *et al.* 2002; Jaffe *et al.* 2002; Telewski 2006). La déformation du cytosquelette serait également impliquée (Ingber, 1998 cité par (Coutand 1999). La transduction du signal se fait ensuite en direction de l'apex (Telewski 2006) ce qui permet une intégration du signal dans toute la plante.

Les signaux mécaniques, par opposition aux autres signaux environnementaux, peuvent donc être définis comme les signaux qui induisent directement des modifications de l'état mécanique cellulaire chez les végétaux, induisant différents types de réponse.

b) Les réponses observées

Les réponses aux sollicitations mécaniques sont de plusieurs types. Une diminution et/ou un retardement de la production florale sont observés consécutivement à des frottements et secousses (Jaffe 1973). Cette réaction est soit présente et, dans ce cas, uniforme chez les végétaux concernés, soit la floraison n'est pas affectée (Biddington 1986). Des effets semblent se produire sur la dormance et la sénescence mais trop peu de travaux sont disponibles pour en tirer des conclusions quand à la variabilité de ces réponses (Biddington 1986). Des réponses sont également observées au niveau du processus photosynthétique mais sont variables entre espèces. Les lacunes quand à la quantification et la caractérisation précise des sollicitations ne permettent pas de tirer de conclusions quant à ces résultats.

En revanche, la réponse la plus largement étudiée est la modification de la croissance suite à sollicitation. Les effets à courts termes (moins d'une heure) de flexions sont un arrêt de croissance de durée variable selon l'espèce (Jaffe 1973; Coutand 1999) mais la sollicitation a été précisément quantifiée uniquement dans le cas de la tomate (Coutand 1999). Une observation généralisée chez les espèces ligneuses est que les sollicitations mécaniques modifient la croissance en longueur et en diamètre de façon opposée entraînant donc une modification de l'élancement. Si la sollicitation augmente, l'élancement diminue (croissance en longueur stimulée et croissance en diamètre réduite) (Crook & Ennos 1996; Telewski & Pruyn 1998; Braam 2005). Les cinétiques de réponse semblent être différentes entre espèces (Beyl et Mitchell (1977) et Goodman et Ennos (1996) cités par (Coutand 1999))

Les réponses peuvent aussi s'exprimer en termes de modifications des propriétés mécaniques : on observe ainsi des augmentations de rigidité (Brüchert & Gardiner 2006) ou de flexibilité (Henry & Thomas 2002). Ces réponses sont d'abord dues à l'augmentation de croissance radiale (donc augmentation d'inertie). En revanche, les modifications de module d'élasticité sont variables, des augmentations de module d'élasticité ont été observées suite à des vibrations imposées à des tiges de tomate (Heuchert et al. 1983), des diminutions suite à des flexions sur des rameaux de *Abies fraseri* (Telewski, 1989) et à des frottements sur des tiges de *Phaseolus vulgaris* (haricot commun) et aucun effet les tiges de tournesol ou de maïs (Patterson 1992, Goodman et Ennos 1996) (tous cités par (Coutand 1999)).

La sensibilité aux sollicitations mécaniques est variable entre tissus et entre stades de développement (Jaffe *et al.* 2002; Braam 2005). Les différences de réponse observées entre espèces laissent supposer des différences fonctionnelles mais il n'existe pas, à notre connaissance, d'études ayant porté sur l'application de sollicitations mécaniques quantifiées (autres que des inclinaisons) et identiques sur des individus de différentes espèces et stades de développement dans un but comparatif.

c) Expression des processus de mécanoperception dans des conditions représentatives des jeunes arbres en peuplement dense hétérogène

Dans le contexte du sous-bois dense tropical humide, où le vent n'est pas une contrainte forte, comme nous l'avons vu dans la première partie de cette synthèse, les sollicitations mécaniques que perçoivent les jeunes arbres au niveau aérien sont surtout des chargements et des contacts. Les chargements résultent soit d'animaux, de la pluie et de chutes de débris des étages supérieurs, soit de perturbation de la verticalité dues au poids propre et au

phototropisme (King 1996; Aiba & Kohyama 1997). La proximité entre les végétaux et les perturbations de la verticalité génèrent des contacts entre les axes (branches principalement et tronc). Un arbre peut ainsi se retrouver appuyé sur un voisin. Une partie de son poids est alors supportée par ce voisin et le chargement de l'individu diminue. La réduction de la masse à porter a des répercussions sur la fonction de soutien, c'est le principe du tuteur.

Plusieurs auteurs ont étudié les effets d'un support sur le développement des végétaux (Larson 1963; Holbrook & Putz 1989; Mattheck 1990; Downes *et al.* 1993; Crook & Ennos 1996; Telewski & Pruyn 1998; Mitchell 2003). Sur des végétaux non ligneux comme le blé (Crook & Ennos 1996), la présence d'un support provoque une augmentation de l'élancement et une diminution de l'autoportance ainsi qu'une diminution de l'investissement dans l'ancrage. Les propriétés mécaniques sont modifiées dans le sens d'une diminution de la rigidité en flexion. Chez des ligneux, des expériences menées sur des stades précoces (6 semaines) (Telewski & Pruyn 1998) montrent également une augmentation de l'élancement. Sur des individus plus âgés (2 ans), un suivi de 12 mois ne montre aucun résultat autre qu'une modification du nombre de branches chez *Pinus radiata* (Downes *et al.* 1993); en revanche, un suivi de 2 ans chez des *Liquidambar styraciflua* (Holbrook & Putz 1989) montre surtout une modification de l'élancement due à une augmentation de la croissance en hauteur mais pas de modification de la croissance en diamètre ni des propriétés mécaniques. D'autres expériences montrent des diminutions d'autoportance (Jacobs 1934 cité par (Larson 1963) et (Mattheck 1990)).

L'effet d'un support, donc d'une diminution de la masse à porter, peut être un élément intéressant en termes d'économie d'investissement dans la fonction de soutien, sans remise en cause de la progression vers la lumière. Cet effet est étudié sur deux espèces dans le chapitre III de ce travail.

3.2.3. Fonction écologique des processus biomécaniques physiologiques

a) Cadre général de l'étude écologique des processus

Lambers et ses co-auteurs (1998) définissent l'écophysiologie comme la science étudiant les processus physiologiques (interactions avec l'environnement physique, chimique, biotique : photosynthèse, acquisition et circulation de l'eau...) sous-jacents aux observations sur l'écologie des plantes (croissance, survie, distribution). Les traits fonctionnels identifiés à partir de ces processus physiologiques peuvent être utilisés comme facteurs explicatifs de l'écologie des espèces. Sont notamment observées les corrélations entre traits physiologiques,

morphologiques et environnementaux. L'étude des processus biomécaniques dans un cadre écologique est basée sur la même réflexion. Identifier précisément les traits biomécaniques constitutifs de ces processus et relatifs à la croissance, la morphogénèse et étudier leur variabilité le long de gradients environnementaux enrichissent la compréhension des comportements écologiques des espèces dans une population. Il s'agit alors d'éco-biomécanique (Read & Stokes 2006).

Certains auteurs comme Weiher et ses co-auteurs (1999) ont mené des réflexions sur la notion de trait et notamment sur la possibilité d'harmoniser leur dénomination et leur mesure afin de pouvoir comparer différents travaux. Ils soulignent que le choix d'un trait doit se faire selon sa pertinence mais aussi selon la facilité qu'il y a à le mesurer, et notamment pour des études à grande échelle. La classification proposée des traits est donc celle tirée de Hodgson et al. (1999) et reprise par Lavorel et Garnier (2002) : les traits fonctionnels sont classés selon leur accessibilité. Les traits « soft » (Hodgson *et al.* 1999) ou « easy » (Weiher *et al.* 1999) (ou mous) sont facilement mesurables sur un grand nombre d'espèces, mais ne sont pas nécessairement reliés explicitement à un mécanisme fonctionnel précis ; les traits « hard » (ou durs) sont moins facilement mesurables donc accessibles pour des études à grande échelle mais ils sont attenants à une fonction précise. Les trade-offs existants entre traits et la progression des connaissances à ce sujet permettent de déterminer les traits « soft » à utiliser pour l'étude des traits durs d'un processus donné.

Dans le cas des traits biomécaniques, des traits très « soft » seront par exemple les dimensions de l'arbre (hauteur, diamètre), ou sa position (inclinaison). Des traits nécessitant des mesures destructives comme le défilement, la distribution de biomasse, les propriétés du bois (densité) ou les mesures de volume ou de biomasse totale, mais restant liés à des indicateurs de sécurité plutôt qu'à des processus, seront moins « soft ». Enfin, des caractéristiques de la performance des processus de réponses gravitropiques ou thigmomorphogénétiques, évaluées aux travers de leurs différentes caractéristiques inventoriées ci dessus (temps de réponse, sensibilité de la perception, relation entre dose de sollicitation et réponse, performance du moteur gravitropique elle-même dissociée entre géométrie et vitesse de croissance d'une part, dissymétrie des retraits de maturation d'autre part ...), pourront être considérées comme les traits biomécaniques « durs ».

Dans cette thèse, nous nous attacherons à imaginer des méthodes pour caractériser aussi bien les traits de sécurité souvent invoqués (Mattheck *et al.* 1993; van Gelder *et al.* 2006) que des traits nouveaux de performance des processus, à partir de mesures les plus « soft » possibles. Ces approches nous conduiront à développer de nouvelles méthodes d'application des

modèles biomécaniques de redressement, à caractériser des relations allométriques (dont les paramètres sont des traits très « soft »), à utiliser des valeurs moyennes de traits moins « soft » par espèce pour les cas où la variabilité intraspécifique est nettement inférieure à la variabilité interspécifique de l'échantillon. Une approche expérimentale plus directe de traits « durs » (réponse au tuteurage donc à la suppression de la perception des sollicitations mécaniques) sera aussi développée dans le chapitre IV.

b) Fonctions écologiques des tropismes

Ces processus ont très souvent été étudiés d'un point de vue physiologique (Salisbury *et al.* 1988; Ugglä *et al.* 1996; Muday 2001; Hellgren *et al.* 2004; Edelmann *et al.* 2005; Saiki *et al.* 2005). plus rarement du point de vue de leurs rôles écologiques (Iino 2006; Moulia *et al.* 2006; Sone *et al.* 2006). Iino (2006) rappelle notamment que c'est la superposition de tous les tropismes qui permet une croissance adaptée à l'environnement de la plante et en particulier que le gravitropisme est un moyen de régulation de l'orientation au fur et à mesure que les signaux environnementaux, autres que la gravité, modifient l'orientation de la croissance. Le gravitropisme apparaît donc comme un processus essentiel au développement des végétaux et, en dehors de mutants conçus dans ce but (Firn *et al.* 2000; Debi *et al.* 2005), tous les végétaux expriment des réactions gravitropiques (Chen *et al.* 1999). Chez les ligneux, le bois de réaction en est le moteur principal et toutes les espèces ligneuses sont capables d'en produire. Il en a même été retrouvé chez l'espèce d'arbre fossile la plus ancienne connue (Meyer-Berthaud *et al.* 1999), *Archaeopteris*. Le gravitropisme apparaît donc comme un processus majeur des végétaux et notamment des arbres dont le port vertical et les branches à longue portée impliquent une perception et une correction précises de l'orientation dans le champ de gravité. Nous montrerons, au chapitre III, que sans réorientation gravitropique, le port érigé est impossible avec les élancements, les masses portées et les rigidités du bois observés chez nos jeunes arbres. Nous proposerons une définition d'un trait de performance du moteur gravitropique à partir d'observations simples, et nous étudierons la diversité de ce trait sur 15 espèces.

c) Fonctions écologiques des processus de perception des signaux mécaniques

La perception et les réactions des végétaux aux stimulations mécaniques (contacts, vibrations, frottements) est une voie d'adaptation à l'environnement de croissance et à ses variations spatiales et temporelles (Jaffé *et al.* 2002; Braam 2005). Un exemple frappant de rôle

écologique d'un tel processus est le mode de prédation des plantes insectivores comme l'attrape-mouches (*Dionaea muscipula*) dont les organes spécialisés se referment sur la proie quand un contact est établi avec celle-ci (Braam 2005). D'autres auteurs (Kläring 1999; Cahill Jr. *et al.* 2002; Hik *et al.* 2003) rapportent des modifications de la croissance suite aux visites régulières des expérimentateurs ou aux contacts répétés dus par exemple à des mesures de croissance, avec des réponses variables entre espèces. Les réponses indiquent globalement (Hik *et al.* 2003) une réduction de la biomasse aérienne ce qui indiquerait donc une méthode de protection. En effet, les réponses aux stimulations mécaniques sont fréquemment une redistribution de la croissance entre aérien et souterrain avec un renforcement de l'ancrage (Biddington 1986). Il est envisageable que le passage régulier d'animaux en milieu naturel produise les mêmes effets.

Un autre facteur environnemental induisant de fortes stimulations mécaniques et suscitant de nombreux travaux est le vent (Niklas 1998). Les flexions, torsions, vibrations induites par le vent tendent à faire diminuer le rapport entre biomasse aérienne et souterraine, à faire diminuer la croissance en hauteur et augmenter la croissance en épaisseur et à modifier les propriétés mécaniques du matériau pour en augmenter la flexibilité (Niklas 1998; Cordero 1999; Pruyn *et al.* 2000; Brüchert & Gardiner 2006) (diminution du module d'élasticité). Ces réponses, qui permettent une meilleure résistance au vent (diminution du risque de casse), peuvent donc être interprétées comme une adaptation à l'environnement. Ainsi des arbres soumis à différentes vitesses de vent ont des valeurs de module d'autant plus faible que l'exposition est forte (Brüchert & Gardiner 2006), ces variations s'accompagnent d'une augmentation de l'élancement diminuant ainsi le risque de casse (faible *EI*) en haut de l'arbre mais renforçant sa rigidité vers la base.

La perception et les réponses aux signaux mécaniques sont utilisées par les plantes pour moduler leur développement (croissance et propriétés des tissus) en lien avec leur environnement (Niklas *et al.* 2006). Elles ont été observées chez toutes les espèces de plantes supérieures et sont supposées avoir un rôle écologique fort (Braam 2005).

Dans ce travail, nous montrerons de fortes variations de l'élancement des arbres, responsables de fortes variations intraspécifiques du risque de non autoportance (risque de flambement mécanique), avec un pourcentage non négligeable d'arbres non autoportants. Ceci nous conduira, au chapitre IV, à nous interroger sur le rôle de la perception thigmomorphogénétique dans les gammes de sollicitations faibles à modérées (poids propre et balancements sous vents faibles) pour expliquer ces différences morphologiques.

4. ETAT DE L'ART SUR LES STRATEGIES DE DEVELOPPEMENT DES JEUNES ARBRES EN SOUS-BOIS TROPICAL HUMIDE, CONSEQUENCES SUR LA STABILITE ET LE MAINTIEN DE LA VERTICALITE

Les contraintes environnementales dans lesquelles se développent les structures aériennes des futurs arbres structurant de la canopée induisent différentes stratégies de développement en fonction du tempérament écologique. L'aptitude à survivre avec peu de lumière, dans l'attente éventuelle d'une amélioration des conditions, est liée à un rapport adapté entre surface assimilatrice et structure de soutien (Küppers 1989). Entrent également en compte la qualité de la surface assimilatrice (capacités photosynthétiques) ainsi que sa disposition spatiale (degré d'auto-ombrage). A l'inverse, l'inaptitude à survivre dans de telles conditions induit une nécessité plus forte d'explorer rapidement les gradients verticaux et horizontaux de lumière. Ce qui correspond aux plus forts taux de croissance des espèces intolérantes (Clark & Clark 1992; King 1994; Aiba & Kohyama 1997). Enfin, une plasticité architecturale peut être un élément de stratégie de survie en sous-bois, permettant une allocation modulable selon les différentes conditions donc une plus large gamme de milieux exploitables. Les stratégies de développement sont donc contrastées en fonction de l'environnement lumineux et des aptitudes des espèces. De nombreux auteurs se sont intéressés à l'étude de ces stratégies, une synthèse des observations est présentée ici, ainsi que de leurs conséquences sur la stabilité des individus.

4.1. Investissement et positionnement de la surface assimilatrice

Basé sur de nombreuses observations de la croissance et de l'architecture de juvéniles en sous-bois tropical, sous couvert dense, Kohyama (1991) a construit un modèle fonctionnel décrivant la signification adaptative de la distribution de la biomasse. Il distingue la structure de soutien globale, le tronc, de la structure de soutien de la surface assimilatrice, les branches. Les deux extrêmes de son modèle d'allocation sont appelés « branch-developing » et « trunk-developing ». A une hauteur donnée, les premiers ont une biomasse aérienne, une épaisseur de tronc (diamètre) et une largeur de couronne plus importantes et une densité de surface foliaire (surface foliaire totale/aire projetée de la couronne) plus faible que les seconds, qui privilégient la croissance en hauteur. Les paramètres du modèle sont déterminés à partir de relations allométriques établies sur des données réelles. Les simulations de la hauteur atteinte (en 8 ans) sont faites en considérant plusieurs taux d'éclairement (0.39-0.65%) mais un coefficient fixe d'incrément de l'éclairement avec la hauteur (dépendant du gradient vertical plus ou moins fort, d'après (Yoda 1974)). Les résultats indiquent que, aux éclaircissements les

plus faibles, la hauteur atteinte est d'autant plus forte, toutes choses égales par ailleurs, que l'investissement de la biomasse se fait massivement dans la couronne. En revanche, quand l'éclairement augmente, la hauteur atteinte est plus forte pour de plus forts investissements relatifs dans le tronc. Donc, dans les conditions d'éclairement les plus restrictives, il est préférable d'avoir une couronne, donc une surface assimilatrice, proportionnellement plus importante. Mais une large couronne nécessite une structure de soutien suffisante. De nombreuses observations ont permis d'approfondir et d'étoffer ces résultats.

4.1.1. Allométrie avec les structures de soutien

Un exemple de stratégie particulière de développement de couronne en fonction de la hauteur est celui, présenté par Yamada et Suzuki (1996), de l'espèce *Scaphium macropodum*, en Indonésie. Cette espèce tolérante à l'ombre, classée comme émergente, ne développe pas de couronne avant d'avoir atteint 12 m, hauteur à laquelle son environnement lumineux, qui s'améliorait depuis le sol, devient stable. Avant 12 m, les individus ne produisent que des feuilles, pas de branches, l'investissement est donc maximal dans la croissance en hauteur puis, au-delà de 12 m, le développement de la couronne devient proportionnel à cette croissance en hauteur. Cet exemple correspond donc au cas extrême « trunk-developing » proposé par Kohyama (1991). Le même modèle de développement est suivi par l'espèce pionnière *Cecropia obtusa* (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992), qui ne commence à produire des branches qu'à partir d'une hauteur d'environ 8-10 m. Cette hauteur correspond d'une part à la hauteur de maturité (apparition des organes reproducteurs) et d'autre part à la gamme de taille avant laquelle une forte mortalité s'est produite *i.e.* la taille de recrutement de cette espèce, dans le contexte forestier de cette étude (forêt naturelle mexicaine). La stratégie utilisée dans ce cas vise donc clairement à investir massivement dans la croissance en hauteur pour atteindre rapidement les conditions permettant d'être recruté. Cette stratégie est aussi celle de *Pourouma aspera* comme le montre King (1993).

Kohyama et Hotta (1990), dans leur étude allométrique empirique de juvéniles tropicaux de forêt indonésienne, montrent que les rapports entre la hauteur et l'aire de couronne, d'une part, et la surface foliaire totale, d'autre part, varient entre espèces. Ceci indique que, pour une hauteur donnée, les espèces investissent plus ou moins massivement dans leur surface assimilatrice. Ils ne fournissent malheureusement pas de lien entre ces variations et l'écologie des espèces. Alves et Santos (2002) ont étudié, eux, les allométries de quatre espèces de différents tempéraments dans une forêt tropicale humide brésilienne. Leur étude montre que, au fur et à mesure de la croissance en hauteur, l'investissement de biomasse dans la couronne

est d'autant plus fort que l'espèce est tolérante à l'ombre. King (1996) parvient aux mêmes résultats, au Costa Rica : les espèces qui ont une association plus forte aux trouées, donc les plus intolérantes à l'ombre, ont des troncs et des couronnes plus étroits, à une hauteur donnée, que les plus tolérants. Cependant cette étude montre aussi une certaine plasticité de l'architecture car les plus intolérants à l'ombre, quand ils sont mesurés dans des trouées, ont des couronnes plus larges, dans une gamme de hauteurs donnée, relatant le fait que l'espace disponible pour se développer est plus important qu'en sous-bois où ils ont des couronnes plus étroites que les espèces très tolérantes. Ce résultat est à mettre en parallèle avec les observations faites par ce même auteur sur des arbres des mêmes espèces poussant en plein découvert, où la lumière n'est pas limitante : systématiquement, l'investissement de biomasse dans la couronne pour une hauteur donnée est supérieur en plein découvert. De même, Menalled et Keltz (2001) ont étudié le développement de juvéniles tropicaux en plein découvert. L'espèce la plus tolérante à l'ombre garde un investissement relatif plus important de biomasse dans la couronne mais la surface de couronne n'est pas différente entre espèce. La forte nécessité de croître en hauteur pour rejoindre de meilleurs niveaux de lumière est donc bien une contrainte forte sur le développement des individus en sous-bois induisant un investissement relatif dans la croissance en hauteur d'autant plus fort que l'espèce est intolérante à l'ombre. Les nombreux autres auteurs ayant travaillé sur ce sujet sont parvenus aux mêmes observations e.g. (King 1990; King 1991; King 1994; Bongers & Sterck 1998; Coomes & Grubb 1998; Poorter *et al.* 2003; Sterck *et al.* 2005; Bohlman & O'Brien 2006). Il en résulte que, en sous-bois, les masses de couronne supportées par les plus tolérants sont supérieures à celles des moins tolérants à l'ombre.

4.1.2. Distribution verticale et horizontale, excentrement

Kohyama et Hotta (1990) ont montré, en Indonésie, que le rapport entre aire de couronne et surface foliaire totale des juvéniles varie entre espèces ce qui traduit un agencement différent des feuilles permettant de moduler l'auto-ombrage (Pearcy *et al.* 2005), un tel résultat a aussi été trouvé par Shukla & Ramakrishnan (1986). Ce type de relations montre que non seulement l'investissement relatif de biomasse dans la couronne varie entre espèces mais également que l'agencement de la couronne varie. Le premier paramètre de variation est la longueur de couronne, définie comme la différence entre la plus basse et la plus haute branche. King (1996) montre que l'épaisseur relative de couronne (épaisseur de couronne/hauteur de l'arbre) augmente avec la hauteur mais que la relation est beaucoup moins nette que pour la largeur de couronne. Par contre, il ressort que l'incrément d'épaisseur

de couronne avec la hauteur est supérieur pour les espèces les plus tolérantes à l'ombre, ce qui souligne encore l'investissement relatif plus massif de biomasse dans la couronne pour ces espèces. Mais aucune corrélation significative n'est trouvée entre épaisseur de couronne et hauteur maximale de l'espèce, censée refléter sa place dans la succession (Thomas 1996). D'autres auteurs ont trouvé, par contre, des relations positives significatives entre hauteur de l'arbre et épaisseur de couronne (Bongers & Sterck 1998; Alves & Santos 2002; Bohlman & O'Brien 2006) mais rares sont ceux qui montrent une différence significative entre espèces de différents tempéraments : Bohlman et O'Brien (2006) trouvent que les plus tolérantes ont des couronnes plus épaisses mais cette différence apparaît surtout pour des individus matures, Kohyama et al. (2003) trouvent cette relation pour toutes les tailles. Pour *Vouacapoua americana*, étudié par Bongers et Sterck (1998), la largeur de couronne diminue avec l'augmentation de la lumière disponible en sous-bois mais son épaisseur augmente indiquant ainsi une plasticité architecturale à la lumière. Dans la même étude, *Dicorynia guianensis* une telle plasticité n'est pas observée. Les variations d'épaisseur de couronne ne sont donc pas aussi caractéristiques du développement en sous-bois que les variations de largeur et d'investissement relatif de biomasse entre espèces de tempéraments différents. Les variations d'épaisseur avec la hauteur sont interprétables comme une nécessité moindre de limiter l'auto-ombrage quand la lumière augmente et cette contrainte est la même pour toutes les espèces. Les juvéniles tropicaux mesurés en plein découvert par Menalled et Kelty (2001) ont des épaisseurs de couronne supérieures, pour une largeur non différente, pour l'espèce la plus tolérante à l'ombre. Dans ce cas, l'auto-ombrage peut être une protection contre des intensités lumineuses trop fortes pour une telle espèce. Mais il est délicat de tirer des conclusions à partir d'une seule espèce. Kohyama et al. (2003) indiquent que la plus forte épaisseur des couronnes en sous-bois, en particulier pour les espèces les plus tolérantes, serait due à un taux de conservation supérieur de la biomasse. L'élagage naturel serait moindre permettant ainsi de conserver les feuilles produites plus longtemps. Dans le cas des plus intolérants, l'objectif est de placer ses feuilles le plus haut possible donc entretenir des feuilles basses est un coût avec peu de bénéfices.

Le positionnement horizontal de la couronne est aussi modulable. Aiba et Kohyama (1997) montrent que les espèces les plus tolérantes à l'ombre, qui investissent moins dans la croissance en hauteur, ont des asymétries de couronne supérieures (montré par les relations linéaires négatives significatives entre hauteur maximale et excentrement de couronne, quel que soit le diamètre de tronc considéré). Ceci indique qu'elles ont la capacité d'explorer

horizontalement les gradients de lumière mais implique aussi que le tronc doit être apte à supporter de tels excentrement pouvant provoquer des déséquilibres.

Bongers et Sterck (1998) font ainsi l'hypothèse que les espèces les plus tolérantes à l'ombre ont une plasticité architecturale supérieure, ce qui leur permet de mieux exploiter les conditions du sous-bois et ainsi d'y survivre, ce qui n'est pas le cas notamment des pionnières, beaucoup moins plastiques architecturalement. En revanche, les moins tolérantes à l'ombre ont des durées de vie des feuilles nettement moindre (Poorter 2001; Poorter & Bongers 2006), ce turnover rapide, ainsi qu'une forte plasticité morphologique des feuilles (Bloor & Grubb 2004), leur permet une adaptation plus rapide à des variations d'environnement lumineux. La plasticité architecturale des tolérantes est donc un avantage dans le sous-bois, mais le turnover des feuilles des moins tolérantes est un avantage quand les conditions changent rapidement. Bongers et Sterck (1998) soulignent d'ailleurs que le temps d'adaptation de l'architecture est un paramètre important, par exemple pour la capacité à explorer une trouée, à répondre à un gradient de lumière modifié et que très peu de données existent à ce sujet. Néanmoins, les différents degrés de plasticité pourraient expliquer la stratification des espèces dans le couvert forestier (Yamada *et al.* 2005).

4.2. Relations entre croissances en hauteur et en épaisseur

Plusieurs études empiriques ont porté sur les relations allométriques existant entre hauteur et diamètre pour des individus en forêt naturelle. Rich *et al.* (1986) montrent par exemple, dans une étude au Costa Rica, que l'exposant de l'allométrie $H=\alpha D^\beta$ est plus faible pour une espèce intolérante à l'ombre, *Pourouma aspera*, que pour une espèce plus tolérante, *Pentaclethra macroloba*, indiquant ainsi que le tronc de l'espèce la moins tolérante est plus élancé. Mais cette étude est très globale au sens que la gamme de taille étudiée n'est pas limitée au stade juvénile. Bongers et Sterck (1998) montrent également que les individus d'espèce plus tolérante à l'ombre ont des élancements plus faibles que les intolérants à l'ombre, dans les stades juvéniles, dans leur étude en forêt primaire tropicale humide, en Guyane française. D'autres auteurs ont abouti à ces mêmes résultats (Alves & Santos 2002). Kohyama et Hotta (1990) montrent eux, également en forêt dense tropicale humide, que les relations entre hauteur et diamètre sont variables entre espèces mais sans lien avec l'ontogénie. L'exposant de la relation $H=\alpha D^\beta$ est trouvé constant entre espèces et très proche de 1, par contre la pente varie indiquant donc des élancements différents mais qui n'évoluent pas dans la gamme de taille étudiée. Malheureusement les auteurs ne fournissent pas de données sur les relations entre la valeur de cette pente et l'écologie précise des espèces, celles-ci étant regroupées sous

le terme « tolérantes à l'ombre » mais sans distinction plus fine. Par contre, la comparaison qu'ils font entre deux forêts naturelles différant par le climat, tropical humide ou tempéré, montre que les juvéniles tropicaux ont des troncs globalement plus fins. Ceci semble résulter d'une plus faible exposition au vent, d'une part, mais aussi d'une plus forte nécessité d'investir dans la croissance en hauteur. Kohyama et al. (2003) ont trouvé une relation positive entre hauteur des arbres de 10 cm de diamètre et hauteur maximale de l'espèce. Cette hauteur maximale a été montrée comme liée à l'écologie des espèces par Thomas (1996) car corrélée positivement au taux de croissance et négativement à la densité du bois ; une plus forte hauteur maximale correspond donc à une plus faible tolérance à l'ombre. La relation trouvée par Kohyama et al. (2003) indique donc un élancement plus fort (H/D) pour les espèces les moins tolérantes à l'ombre.

Certains auteurs (Rich *et al.* 1986; Niklas 1995; Sposito & Santos 2001; Alves & Santos 2002) ayant étudié les relations entre hauteur et diamètre en ont tiré des conclusions quant à la marge de sécurité vis-à-vis du flambement en se basant sur les modèles de forme de type « similarité élastique ». L'étude porte alors sur la distance au modèle $H \approx D^{2/3}$ établi par McMahon (1973). Mais des études plus spécifiques de cette marge de sécurité ont été réalisées concernant son évolution ontogénique, en utilisant parfois des modèles plus détaillés incluant notamment les variations de propriétés du bois entre espèces. Ces résultats font l'objet du paragraphe suivant.

4.3. Marge de sécurité vis-à-vis du flambement

Dans une forêt tropicale humide australienne, Claussen et Maycock (1995) ont montré que la relation entre facteur de sécurité et hauteur présente un point d'inflexion aux alentours de 10m (la canopée de leur forêt d'étude est à 25 m). Les deux espèces intolérantes à l'ombre qu'ils étudient montrent une relation entre facteur de sécurité et hauteur moins infléchie que les deux espèces tolérantes. Leur analyse de ce résultat est que les espèces intolérantes continuent à investir majoritairement dans la croissance en hauteur tant que des niveaux de lumière supérieurs ne sont pas atteints. La disponibilité de la lumière, aux environs de 10m de hauteur dans le couvert, semble en revanche moins limitante pour les deux espèces classées comme tolérantes et leur investissement de biomasse entre hauteur et diamètre est redirigé vers une augmentation de la sécurité car leur survie est moins menacée. Dans le même esprit, King (1987) a étudié la marge de sécurité de jeunes arbres dans une forêt tropicale humide du Costa Rica et montré, d'une part, que les espèces tolérantes ont des marges de sécurité supérieures à

celles des intolérantes et que cette marge de sécurité décroît dans les premiers mètres de croissance en hauteur.

Dans une étude plus détaillée, Bongers et Sterck (1998) ont étudié l'évolution ontogénique du facteur de sécurité vis-à-vis du flambement chez deux espèces non-pionnières (*Dicorynia guianensis* et *Vouacapoua americana*) en Guyane française. Ils utilisent une version très simple du modèle de calcul de la hauteur critique, négligeant la forme des troncs et la distribution de la biomasse des individus mais tenant compte des propriétés du bois (élasticité, densité) de chaque espèce. Leurs résultats montrent que la marge de sécurité diminue au fur et à mesure de la croissance en hauteur jusqu'à une hauteur d'environ 20m (la canopée du site étudié se situe aux environs de 40m), puis augmente progressivement. Or d'après la caractérisation de l'environnement lumineux de chaque individu qu'ils ont réalisée, il ressort que c'est aux alentours de 20m que les individus des deux espèces voient leurs environnements lumineux devenir plus favorables (meilleure exposition des couronnes). Ces résultats semblent donc confirmer la relation entre recherche de lumière et risque de flambement avancée par les auteurs précédemment cités, mais des effets significatifs de la hauteur et de l'environnement lumineux sur le facteur de risque n'ont été mis en évidence que pour *V. americana*. Cependant leurs résultats de mesure de l'exposition des couronnes indiquent une plus grande variabilité de l'environnement lumineux pour *D. guianensis* que pour *V. americana*, quelle que soit la hauteur, indiquant une dépendance moindre à la lumière. Ces résultats sont confirmés par une autre étude effectuée sur les mêmes espèces, dans une autre forêt guyanaise (Sterck & Bongers 1998). Dans cette étude, une espèce supplémentaire, connue pour son caractère intolérant à l'ombre, *Goupia glabra*, montre une relation encore plus étroite entre son facteur de sécurité et son évolution en hauteur. Cette espèce présente même quelques individus ayant dépassé leur limite d'autoportance dans la gamme de taille correspondant au point d'inflexion des courbes sécurité=f(taille).

Une autre étude récente existe concernant les variations de facteur de sécurité des juvéniles de sous-bois tropical en fonction de leur environnement lumineux, avec une caractérisation de leurs propriétés mécaniques (van Gelder *et al.* 2006). Cette étude a pour avantage d'inclure un grand nombre d'espèces (30) dont les tempéraments écologiques sont classés en deux groupes mais le degré moyen d'exposition des couronnes est fourni pour chaque espèce (d'après (Poorter *et al.* 2006)) permettant ainsi une analyse du facteur de sécurité le long d'un gradient de tempéraments. Leurs résultats montrent une diminution du facteur de sécurité avec la hauteur des individus (limitée à 2.5m dans ce travail) mais les tempéraments ne diffèrent pas pour cette relation. Le résultat novateur de cette étude est la relation significative entre facteur

de sécurité et degré d'exposition des couronnes des juvéniles : la marge de sécurité est d'autant plus faible dans les jeunes stades que l'intolérance à l'ombre est forte.

Le cas extrême d'un pionnier strict comme *Cecropia obtusa* (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992) montre que, en forêt, cette espèce voit son facteur de sécurité décroître dramatiquement dès les premiers stades de croissance puis rester en limite de flambement au cours du développement. Un autre exemple montre, lui, que le dépassement de la limite de flambement n'est pas forcément létal pour l'arbre et que l'étude du comportement post-flambement peut révéler des originalités. C'est le cas de *Tetramerista glabra* (Gavin & Peart 1999), dont les juvéniles ont un très faible facteur de sécurité, certains étant même supportés par leurs voisins. Cependant, si les juvéniles finissent par dépasser leur limite de flambement quand les conditions de lumière sont trop limitantes et ne tombent pas contre un support ou perdent leur support, ils flambent puis se régénèrent par bourgeonnement latéral. Ce mode de développement leur permet d'une part une économie de matière sur la fonction de soutien et d'autre part, si le pari du support est perdu, ils peuvent se régénérer et même espérer que leur chute les aura placés plus prêt d'une tache de lumière ou d'une trouée. Alvarez-Clare et Kitajima (2007), répondant à Van Gelder et al. (2006), insistent sur la nécessité d'étudier de façon quantifiée les relations entre survie et sécurité mécanique au flambement.

4.4. Conclusions et perspectives

Aiba et Kohyama (1997) qualifient de « pessimistes » les espèces tolérantes à l'ombre, avec de larges couronnes et des troncs épais, et d'« optimistes », les moins tolérantes qui grandissent plus vite. Les premiers adoptent des positions d'attente en investissant dans une forte surface assimilatrice adaptée à des conditions de lumière stables et très limitantes. Les seconds survivent sur le pari de trouver plus haut ou plus tard des conditions de lumière meilleures. En attendant, le développement de la couronne est restreint et l'investissement dans la croissance en hauteur massif de par une forte dominance apicale (développement préférentiel des bourgeons les plus hauts) (Bongers & Sterck 1998). Les pessimistes ont donc une large et lourde couronne à soutenir, les optimistes parieurs ont des élancements forts induisant des marges de sécurité réduites.

Tous ces résultats appellent une étude approfondie et quantifiée des traits biomécaniques et de leur variabilité le long d'un gradient de tempéraments afin de compléter les définitions de stratégies écologiques. Les troncs très élancés ou bien les très larges couronnes à supporter sont des contraintes fortes sur la stabilité. Les espèces sont donc susceptibles d'avoir des valeurs de traits biomécaniques en lien avec ces architectures. Van Gelder et ses co-auteurs

(2006) apportent un premier élément en montrant que le module d'élasticité et la densité du bois sont liés aux préférences écologiques des espèces (les plus héliophiles ont des bois moins denses), confirmant un résultat déjà connu par ailleurs (Lawton 1984; Suzuki 1999; Muller-Landau 2004; Alvarez-Clare 2005; Osunkoya *et al.* 2007). Ceci laisse supposer que les forts élancements des héliophiles ne sont donc pas compensés par de fortes rigidités en flexion du matériau mais peut-être, par contre, par une charge de bois à porter plus faible (rapportée au volume de tissu de soutien). D'autre part, une architecture comme celle des plus tolérants (large couronne éventuellement excentrée) nécessiterait, pour les espèces moins tolérantes, un investissement plus important de biomasse dans le tronc pour obtenir une rigidité suffisante, ce qui induirait un bilan coût/bénéfice déséquilibré. Il apparaît donc nécessaire de poursuivre les recherches en utilisant des modèles biomécaniques détaillés, incluant non seulement les propriétés du bois et l'élancement des troncs mais également la forme des troncs et la prise en compte de toute la biomasse aérienne de l'arbre ainsi que de sa distribution. Il semble également important de mettre en parallèle les traits biomécaniques en lien avec la fonction de soutien avec ceux définissant le comportement post-flambement. Notre hypothèse est qu'une prise de risque importante vis-à-vis de la stabilité s'accompagne de performances hautes dans les processus de réorientation. Les espèces assureraient donc le maintien de leur verticalité par une sécurité suffisante vis-à-vis du flambement ou bien par une capacité importante de récupération post-flambement. Cette notion de performance des processus moteurs gravitropiques n'a jamais été amenée dans les études biomécaniques écologiques, exclusivement tournées vers la caractérisation de la sécurité. Ces études font l'objet des chapitres II et III de cette thèse.

Chapitre II

Chapitre II : Diversité et plasticité de la réalisation de la fonction de soutien

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Durant la croissance en sous-bois, où la ressource lumineuse est fortement limitante, les jeunes arbres rencontrent comme conditions *sine qua non* de réussite à leur installation et leur survie la réalisation et le maintien de leur stabilité mécanique donc du soutien de la structure. Attenants à cette fonction, la répartition et la qualité de la biomasse produite font partie des traits déterminants. Effectivement la rigidité de l'axe principal qu'est le tronc (dépendant de la qualité du bois et des dimensions et forme de l'axe) ainsi que la répartition des masses jouent sur la stabilité. Selon l'urgence de rejoindre des strates supérieures du couvert, où la lumière est plus abondante, donc selon les préférences écologiques des espèces et selon leur tempérament, donc leur affinité pour le risque, une diversité de ces traits est attendue. En utilisant une modélisation biomécanique datant du 19^{ème} siècle, qui intègre tous les traits *a priori* nécessaires, et en mesurant ces traits au niveau individuel sur un échantillon d'espèces de tempéraments contrastés, nous proposons une étude de la variabilité inter- et intraspécifique de ces traits. L'objectif est la mise au point d'une méthodologie de mesure à grande échelle du risque pris vis-à-vis de la fonction de soutien. L'application de cette méthode nécessite de hiérarchiser les traits et, selon leur variabilité, de déterminer ceux qui sont utilisables comme une valeur spécifique fixe ou ceux pour lesquels une détermination individuelle est nécessaire. Dans ce dernier cas, une méthode de détermination à partir de mesures non destructives est recherchée. Cette démarche fait l'objet de la première partie de ce chapitre, rédigée sous la forme d'un article (publié dans *American Journal of Botany* en Octobre 2007 (94(10) 1583-1593)). La seconde partie consiste en l'application de la méthode mise au point sur un large échantillon, en conditions naturelles. Les individus appartiennent aux mêmes espèces que dans la première partie et sont échantillonnés dans une gamme de taille, restreinte aux arbres juvéniles, mais permettant d'observer les tendances ontogéniques du risque et dans des milieux présentant des gradients de perturbation permettant de tester la plasticité des espèces à l'environnement. Cette partie est également rédigée sous la forme d'un article en cours de soumission.

2. HOW TO DETERMINE SAPLING BUCKLING RISK WITH ONLY A FEW MEASUREMENTS

2.1 Introduction

Within the scope of forest ecology, plant functional traits must be determined to observe their diversity, to find the existing trade-offs that allow species to coexist (McGill *et al.* 2006), and to define species growth strategies. Biomechanical traits of plants are usually studied within different contexts, including studies of the evolution of plant forms (Esser 1946; Larson 1963; McMahon 1973; Niklas 1988; Alméras *et al.* 2004) and growth (Mattheck 1990; Niklas 1993; Henry & Aarssen 1999; King *et al.* 2006). They are also studied at the practical level to develop a better understanding of the mechanical stability of cultivated plants (Brüchert *et al.* 2000; Coutand *et al.* 2000) or their potential for human use (Beismann *et al.* 2002; Kern *et al.* 2005). The interactions between mechanical constraints and tree architecture (*i.e.*, the developmental constraint) are increasingly discussed within the context of heterogeneous forest ecology, especially in tropical rainforests characterized by a tremendous diversity of woody plant species (O'Brien *et al.* 1995; Sterck & Bongers 1998; van Gelder *et al.* 2006). In this case, the diversity of tree traits among a wide range of samples of plants and species must be analyzed. Moreover, these traits should be assessed insofar as possible by nondestructive measurements to enable repeated and long-term observations during growth in permanent plots.

One tree trait discussed in many works (Rich *et al.* 1986; King 1987; Niklas 1995; Sterck & Bongers 1998; Gavin & Peart 1999) is the risk of mechanical buckling under self-weight, usually measured by a safety factor, the ratio between critical buckling height (H_{cr}) and the actual tree height. The use of such safety factors implies the choice of a particular biophysical constraint, buckling in this case, but other constraints can be analyzed as well, such as uprooting or tree breaks under wind stress (Esser 1946; King 1986; Spatz & Brüchert 2000; Karrenberg *et al.* 2003) or under hydraulic stress (Niklas & Spatz 2004; Kern *et al.* 2005). This implicitly assumes that buckling is ecologically relevant in the studied context. However, using safety factors > 1 for self-supporting trees, we highlight the safe situations where the buckling risk is obviously not ecologically significant. Actually, when a safety factor ≥ 4 , buckling is obviously not a major constraint and plant height is obviously limited by other factors. Therefore, we prefer to use the reciprocal of the safety factor, *i.e.*, the risk factor (RF) that is the ratio between the tree's actual height and its critical buckling height. RF is strictly contained between 0 and 1 for self-supporting plants, and highlights high-risk values, *i.e.*, situations where buckling risk is a major ecological constraint, with a transition from self-

supporting to liana habit. Some authors (McMahon 1973; Niklas 1994) reported very low buckling risks that were fairly constant at the scale of large samples of trees or self-supporting ground plant species. In tropical rainforest understory, the very limited light (Chazdon & Fetcher 1984; Montgomery & Chazdon 2002) with vertical (and horizontal) light gradients induces tall and slender saplings associated with high buckling risks (Kohyama & Hotta 1990; King 1991; King 1994). Moreover, a small percentage of nonself-supporting trees are usually observed in this case (see Figure 2.1). Finally, based on the diversity of growth patterns, life histories, and architectures found in a tropical rainforest, we expect to find a diversity of buckling risks among species (Bongers & Sterck 1998; Sterck & Bongers 1998).



Figure 2.1. A nonself-supporting *Tachigali melinonii* right after cutting (left) and a self-supporting one (right) from the same place. In the forest, the non self-supporting sapling was supported by larger trees.

In this paper, we investigate a simple method for determining the buckling limit of saplings for a wide range of samples with as few measurements as possible but with sufficient accuracy and no bias. Our goal is to use this simple method to evaluate the variation of buckling limit in the population. A mechanical model of the H_{cr} of trees was proposed by Greenhill (1881). This model is based on the beam theory for a tapered, elastic pole, subjected to gravity and with restrained anchorage. Among the many models developed for buckling analysis of tapered beams under complex loadings (Garth Smith 1988; Elishakoff & Rollot 1999; Li 2001), we chose this model, which is very appropriate for tree buckling risk

assessment, because the parameters used to specify geometry and loads are adapted to the description of a tree. Greenhill's model considers tree size, taper, mass distribution along the trunk, and wood stiffness. Many authors (King 1981; Niklas 1994; Claussen & Maycock 1995; Sterck & Bongers 1998; van Gelder *et al.* 2006) have used this model to compute safety factors with more or less implicitly simplified assumptions about trunk taper, mass distribution along the trunk, and wood stiffness, but the relevance of these assumptions has seldom been assessed. Moreover, the definition of RF requires a comparison between the real height and the critical one, where all other factors remain constant. Most authors (Claussen & Maycock 1995; Sterck & Bongers 1998; van Gelder *et al.* 2006) compared trees using one diameter, the same taper, the same mass distribution and, sometimes, the same wood stiffness. When comparing species strategies, the ecological significance of these assumptions is not always obvious. Taper or mass distribution can be easily understood as developmental architectural constraints and should therefore vary among species and with environmental conditions. Wood stiffness variations, closely linked to dry wood density, play a central role in the life-history variation of tree species (van Gelder *et al.* 2006). Lastly, the diameter is the usual size parameter in forest science. However, because the issue in this case is to calculate the maximal height the tree could reach with the same investment in support material, the tree should be compared to a pole of the same wood volume or same wood dry mass, rather than the same diameter.

This paper compares different methods for estimating buckling risk factors, using Greenhill's model for calculating buckling height. The H_{cr} and RF will first be computed with the complete model using a sample of 236 saplings from 16 species of the tropical rain forest of French Guiana. The sources of variation of the buckling height will be studied to determine which ones can be disregarded at the intra- and/or interspecific levels. For further applications on large samples on permanent plots where trees cannot be harvested, we will then design proxy variables using non-destructive data for the factors that greatly contribute to H_{cr} variability. Finally, we will discuss the bias and errors due to the different possible choices. This comparison is based on the consequences of simplifying the assumptions on the H_{cr} calculation and on the ranking of species according to their RF . The ability of the models to clearly discriminate between saplings known to be self-supporting or not is validated for one species.

2.2 Materials and methods

2.2.1. Greenhill's model

The risk for a tree to buckle under its self-weight is calculated by the ratio of its actual height to its critical buckling height H_{cr} , *i.e.*, the maximal height it could reach with the same volume of material, taking its developmental constraints (mass, tree form, and wood properties) into account. Our reformulation of Greenhill's model leads to Eq. (1):

$$H_{cr} = \frac{\pi^{1/2} E^{1/2} r_0^2 c (|m - 4n + 2|)}{4(M_{tot} g)^{1/2}} \quad (1)$$

where E is Young's modulus of the green wood (Pa), r_0 the basal radius of the trunk (m), M_{tot} the total biomass of the tree (kg), g the gravitational acceleration (9.81 m s^{-2}), n the tapering parameter defining the way the radius changes along the trunk (Eq. (2)), and m the biomass distribution along the whole trunk (Eq. (3)).

$$r(z) = r_0 \left(\frac{H - z}{H} \right)^n \quad (2) \text{ and } M(z) = M_{tot} \left(\frac{H - z}{H} \right)^m \quad (3)$$

The variable z is the height along the trunk (m), H is the total height of the tree (m), $r(z)$ the trunk radius (m) at the z -level, and $M(z)$ the total biomass (kg; trunk, branches, and leaves together) supported above the z -level. By way of explanation, if $n = 0$, the stem is a cylinder; if $n = 1$, it is a cone. In other words, the higher is the value of n , the greater the taper (*i.e.*, the diameter variation between the basal and the upper part of the trunk). If $m = 1$, the biomass is uniformly distributed along the whole tree; the higher the value of m , the nearer to the base of the tree the biomass is concentrated. Lastly, c is a function of n and m , namely, the first root of the Bessel function J_ν with ν defined by Eq. (4):

$$\nu = \frac{4n - 1}{m - 4n + 2} \quad (4)$$

Because the tree will be compared to a pole of the same wood volume, we modified Eq. (1) using the trunk's volume rather than its radius as the main size parameter. The section is considered as circular so that the volume of the trunk above z is given by Eq. (5):

$$V(z) = \int_z^H \pi r(z)^2 dz \quad (5)$$

which, using Eq. (2), gives Eq. (6):

$$V(z) = \frac{\pi r_0^2 (H - z)^{2n+1}}{(2n + 1) H^{2n}} \quad (6)$$

From Eq. (6), the total volume is given, taking $z = 0$, by Eq. (7):

$$V(0) = V = \frac{\pi r_0^2 H}{2n + 1} \quad (7)$$

and Eq. (1) becomes Eq. (8):

$$H_{cr} = \frac{1}{2(\pi g)^{1/4}} E^{1/4} (c(|m - 4n + 2|)(2n + 1))^{1/2} V^{1/4} \left(\frac{M_{tot}}{V} \right)^{-1/4} \quad (8)$$

Lastly, the model can be presented as in Eq. (9):

$$H_{cr} = 0.21 E^{1/4} F^{1/2} V^{1/4} L^{-1/4} \quad (9)$$

The wood property factor E , namely, the modulus of elasticity of green wood (Pa), defines wood mechanical stiffness independently of tree form and size. The form factor F [with no unit, $F = c(|m - 4n + 2|)(2n + 1)$] depends on both m , the distribution of biomass along the whole trunk, and n , the trunk taper defining the variations of the cross section bending inertia along the pole. The load factor L ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$) is the “structural” density, *i.e.*, the ratio of the supported mass ($=M_{tot}$, including branches and leaves) to the volume of support material (V). If branches, leaves, and bark biomass can be considered to be negligible, this factor is the green wood density. The size factor, in other words, the stem volume V (in m^3), represents the amount of support material.

If the tree is assumed to be a tapered pole of constant density ρ with negligible branch and leaf biomasses, $M(z) = \rho V(z)$, then according to Eq. (6), parameter m equals $2n + 1$.

A further simplified version of the model (referred to as the “classical formula” in this work) is often found in the literature (Niklas 1995; Sterck & Bongers 1998; Niklas 1999; Falster 2006; van Gelder *et al.* 2006). In this case, the trunk is considered as a cylinder with, in most cases, a homogeneous distribution of biomass all along the tree so that $n = 0$ and $m = 1$ and, thus, $c = 1.867$. The resolution of Greenhill's model leads to Eq. (10):

$$H_{cr} = 0.792 \left(\frac{E}{M/V} \right)^{1/3} D^{2/3} \quad (10)$$

Obviously, the use of Bessel functions that are not as popular as other mathematical functions (such as sines, exponentials, or logarithms) deterred authors from properly taking taper and mass distribution into account in buckling height calculations; they therefore automatically used the constants explicitly given for a homogeneous cylinder. To promote the use of proper form factors (F) in further studies, we propose a polynomial regression of c vs. v obtained from our numerical calculations.

In Greenhill's initial model, the parameter used for the diameter is the basal dimension of the stem, but some authors (Sterck & Bongers 1998; Sposito & Santos 2001; van Gelder *et al.* 2006) used the diameter at breast height to define the size of the cylinder used to calculate the H_{cr} . When applying this formula to our data, we used the diameter measured 1.5 m above the ground (D_{150}), which is easier and more accurate to measure than the basal diameter because of the buttresses, stilt roots, and frequent variations of the stem's circumference near the base of the tree. In Eq. (10), the cylinder defined by the basal diameter may be significantly larger than the one defined by another diameter higher up in the tree, and the H_{cr} calculated is larger as well.

2.2.2. Plant material and measurements

Sixteen common species of the Guianese tropical rain forest were used (Table 2.1). The 236 saplings were harvested between 2002 and 2006 at the Paracou Research Station (5°18' N, 52°55' W); see Gourlet-Fleury *et al.*, (2004) for a complete description of the site. The individuals were chosen to form a representative sample of saplings with D_{150} ranging from 1 to 7 cm. The mean D_{150} was 3.9 cm \pm 1.9 SD, and the mean height was 7.3 m \pm 3.3 SD. The data were collected as follows: after the sapling was cut down, the total length (H) of the main axis was measured. Diameters and weights were measured along the trunk. These data were used to calculate n and m with log–log regressions. To increase the accuracy of the log–log regressions used to calculate n and m , trees were sawed into six parts of equal length, and the two distal parts were again cut into two equal parts. Each of the eight parts was weighed, including trunk, branches, and leaves, and the basal diameter of each part was measured. The determination coefficients for the individual log–log regressions were high ($R_{mean}^2 = 0.952 \pm 0.041$ for n and $R_{mean}^2 = 0.973 \pm 0.025$ for m). All the saplings for which this coefficient was under 0.85 (mostly due to broken saplings) were removed from the analysis. This excluded less than 3% of the sampled saplings. Diameters at the base of each part were also used to calculate trunk volume V , considering each stem segment as a truncated cone. Finally, a 1-cm thick segment of each part was kept and used to measure wood basic density ρ_b (oven dry mass/fresh volume). The segments were fully impregnated with water using a vacuum pump, and their volume was measured by the Archimedes principle. The segments were then dried in an oven for 3 days at 103°C and weighed. The basic density is a good proxy of Young's modulus, at least at an interspecific level, as shown for both temperate and tropical trees (Cannell & Morgan 1987; van Gelder *et al.* 2006). Fournier *et al.* (2006) used a compilation

of results to quantify the relationship between the modulus of elasticity of green wood (E) and basic density (ρ_b):

$$E = 10400 \left(\frac{\rho_b}{0.53} \right)^{1.03} \quad (11)$$

The average coefficient of variation of basic density within saplings was low ($6.3\% \pm 3.9$ SD), justifying the assumption of a constant Young's modulus along the stem. However, E is not a pure wood property but a composite one; near the top of the tree, the contribution of softer bark and very juvenile xylem is no longer negligible (Niklas 1999). Some authors (Spatz 2000; Spatz & Speck 2002) proposed a modified version of Greenhill's model that considers the vertical variation of E . The use of this method requires a numerical computation for each sapling and additional measurements at the individual level to accurately determine the variations of E in the highest parts of the trunk. Because the aim of this work was to determine a method to compute the individual buckling risk for diverse samples, we preferred to use a mean E for each sapling. However, we note that use of a mean E could overestimate H_{cr} .

Table 2.1. The 16 species used in this study with their Latin name, botanical family, abbreviation used in the text, and the number (N) of saplings included in the analysis.

Species	Family	Abbreviations	N
<i>Dicorynia guianensis</i> Amsh.	Caesalpiniaceae	Dg	13
<i>Bocoa prouacensis</i> Aubl.	Caesalpiniaceae	Bp	5
<i>Carapa procera</i> A. DC.	Meliaceae	Cp	5
<i>Tachigali melinonii</i> (Harms) Barneby	Caesalpiniaceae	Tm	12
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	Lauraceae	Sr	5
<i>Eperua falcata</i> Aubl.	Caesalpiniaceae	Ef	31
<i>Pradosia cochlearia</i> (Lecomte) Pennington	Sapotaceae	Pc	15
<i>Lecythis persistens</i> Sagot	Lecythidaceae	Lp	24
<i>Gustavia hexapetala</i> (Aubl.) J.E. Smith	Lecythidaceae	Gh	5
<i>Qualea rosea</i> (Aubl)	Vochysiaceae	Qr	5
<i>Oxandra asbeckii</i> (Pulle) R.E. Fries	Annonaceae	Oa	23
<i>Virola michelii</i> Heckel	Myristicaceae	Vm	16
<i>Eperua grandiflora</i> (Aubl.) Benth.	Caesalpiniaceae	Eg	32
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Bentham	Elaeocarpaceae	Ps	5
<i>Licania alba</i> (Bernoulli) Cuatrec.	Chrysobalanaceae	La	29
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Celastraceae	Gg	11

2.2.3. Data analysis

a) Variance analysis of log-transformed variables

To determine the accuracy needed for each factor, we performed a sensitivity analysis. This analysis is based on the identification of the main sources of variation of H_{cr} . The log transformation of Eq. (9) enables us to express the cumulative influence of each factor on H_{cr} :

$$\ln H_{cr} = \ln 0.21 + \frac{1}{4} \ln E + \frac{1}{2} \ln F + \frac{1}{4} \ln V - \frac{1}{4} \ln L \quad (12)$$

The coefficient associated with each factor depends on the power to which it is elevated in the original equation and thus directly expresses the magnitude of the mechanical influence of each factor. However, the sensitivity of the buckling height to a given factor also depends on the actual variability of that factor. Assuming linear independence between the log-transformed factors, the decomposition of variance leads to:

$$Var(\ln H_{cr}) = \frac{1}{16} Var(\ln E) + \frac{1}{4} Var(\ln F) + \frac{1}{16} Var(\ln V) + \frac{1}{16} Var(\ln L) \quad (13)$$

Eq. (13) quantifies the influence of each factor on the total variability. In turn, the total variability of a factor can be decomposed into interspecific variance (Var_{spe}) and intraspecific (inter individual at a specific level) variance (Var_{ind}):

$$Var(\ln H_{cr}) = \frac{1}{16} \left[Var_{spe}(\ln E) + Var_{ind}(\ln E) + 4Var_{spe}(\ln F) + 4Var_{ind}(\ln F) + Var_{spe}(\ln V) + Var_{ind}(\ln V) + Var_{spe}(\ln L) + Var_{ind}(\ln L) \right] \quad (14)$$

Each component of the total variance is calculated, and its relative contribution to the total variance is examined to identify the factors to which H_{cr} is the most sensitive. If the intraspecific contribution of a factor to the total variance is low, then the use of a mean value at a specific level can be tested to estimate the H_{cr} of an individual. If the interspecific contribution is also low, then the use of a mean computed with all species together (an interspecific mean) is tested for this factor.

b) Finding proxies or mean estimations to avoid destructive measurements

According to the results of the variance analysis for the factors for which the contribution to the total variance is large enough, we tried to find the best relationship between the factor and a combination of H and D_{150} . This was done using the multiple regression tool of the Statistica software (version 7.1, Statsoft France (2006)).

c) Testing the simplifications of the model

To determine the acceptability of the aforementioned simplifications, we checked their influence on H_{cr} and RF estimations. The most accurate method, which uses all the factors measured at the individual level (referred to as the “complete model” later), was taken as a reference for comparing H_{cr} and RF calculated with increasingly simplified models. A good simplified model is characterized by (1) a good correlation with the complete model; (2) no

bias, *i.e.*, a slope close to one (the intercept is set to zero); (3) an unchanged ranking of species; and (4) the ability to discriminate between self-supporting and nonself-supporting trees. This last point was then validated with a sample of *Tachigali melinonii* saplings. These saplings were sampled according to their observed state of mechanical stability (clearly self-supporting or clearly buckled as in Figure 2.1) and were included in the sample used in this paper (Table 2.1). For each validation criterion, we compared the complete model (Eq. (9)), our simplified versions, and the classical formula (Eq. (10)).

2.3 Results

2.3.1. Practical calculation of the constant c_v (root of a Bessel function)

The constant c_v , which depends on the allometric parameters through v (Eq. (4)) can be computed by Eq. (15):

$$c_v = c_{v_{(n=0, m=1)}} + a \left(v + \frac{1}{3} \right) + b \left(v + \frac{1}{3} \right)^2 + c \left(v + \frac{1}{3} \right)^3 \quad (15)$$

The intercept is the value of c_v for the classically used assumptions of a cylindrical trunk with a homogeneous distribution of biomass, *i.e.*, $n = 0$ and $m = 1$, thus $v = -1/3$ and $c_v = 1.867$. The coefficients are shown in Table 2.2. The small relative errors (the largest one is lower than 2%) confirm the validity of these equations to calculate c_v .

Table 2.2. Coefficients necessary to calculate c_v for any value of v in the $-1/3 \rightarrow 20$ range. c_v is the first root of the Bessel function J_v and is one of the necessary parameters to compute the critical buckling height. Columns a, b, and c give the coefficient values of the formula giving c_v as a function of v . The last two columns give the determination coefficients (R^2) of the relationship for each range of v and the maximum relative error (Max. rel. err.) between real values and the estimation of c_v .

Range of v	a	b	c	R^2	Max. rel. err. (%)
$-1/3 \leftrightarrow 0.499$	1.69086	-0.25831	0.07789	0.999	0.996
$0.5 \leftrightarrow 2.499$	1.62867	-0.13929	0.01773	0.999	0.336
$2.5 \leftrightarrow 20$	1.4126	-0.02446	0.0006	0.999	1.971

2.3.2. Analysis of variance of log-transformed factors

The main part of the total variance of H_{cr} (Table 2.3) was represented by the size factor V , followed by the form factor F , and then with equal weight, wood stiffness E and structural

load L . Separating inter- and intraspecific contributions for each factor indicated that the main source of variance was intraspecific for V and F and interspecific for E and L .

Table 2.3. Percentages of the total variance of the critical buckling height explained by each factor: wood modulus of elasticity (E), form (F), load (L), and trunk volume (V). The interspecific and intraspecific parts are separated, and the total contribution for each factor appears in the last row.

Origin of the variance	% of the total variance			
	E	F	L	V
Interspecific part	1.6	4.8	1.1	14.1
Intraspecific part	0.2	7.6	0.7	69.8
Sum for each factor	1.7	12.5	1.8	83.9

2.3.3. Estimations of the four factors according to the results of the analysis of variance

Factor V has the largest inter- and intraspecific variations and thus must be accurately determined for each individual. The best relationship to estimate V was: $\ln V = a + b \ln D_{150} + c \ln H$. Very good relationships were found to predict the volume at a specific level (R^2 ranging between 0.956 and 0.999) and also at the interspecific level ($R^2 = 0.982$) (Table 2.4). For E and L , the intraspecific variance was low so that mean specific values (Table 2.4) will be tested. Finally, because F has a considerable effect at both the inter- and intraspecific levels, two estimations were tested: a global regression with size parameters (the best relation found was $\ln F = 1.784 + 0.294 \times \ln H$, $R^2 = 0.319$) and mean specific values.

Table 2.4. Summary of the values used to estimate V (trunk volume), E (wood modulus of elasticity), F (form) and L (load *i.e.* ratio of the whole biomass to V). The a , b and c are the species-specific coefficients of the relationship $\ln V = a + b \ln D_{150} + c \ln H$ (the R^2 are from the comparison between real and modeled V values). The values of E (GPa), F (no unit) and L ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$) are the species-specific means. For n (stem taper) and m (biomass distribution parameter), mean values and standard deviations are given. The last row contains values for the whole sample.

Species ^a	Volume prediction				Mean specific			Mean specific values of			
	a	b	c	R^2	E	F	L	n	SD	m	SD
<i>Dg</i>	-1.86	1.68	1.04	0.996	11.2	10.7	1177	0.63	0.08	1.61	0.16
<i>Bp</i>	-1.37	1.52	0.41	0.956	15.7	10.4	1418	0.6	0.2	1.59	0.37
<i>Cp</i>	-0.02	2	0.67	0.999	9.1	6.5	1141	0.38	0.03	0.75	0.14
<i>Tm</i>	-0.24	1.97	0.73	0.996	9.5	10.4	1040	0.53	0.1	1.55	0.34
<i>Sr</i>	-3.27	1.26	1.15	0.988	8.5	5.9	1438	0.3	0.09	0.63	0.1
<i>Ef</i>	-3.15	1.37	1.21	0.979	11.4	11.5	1092	0.77	0.15	1.85	0.34
<i>Pc</i>	1	2.11	0.32	0.984	11.7	11.6	1581	0.76	0.17	1.85	0.41
<i>Lp</i>	-0.47	1.9	0.73	0.992	12.5	11.1	1664	0.73	0.18	1.74	0.38
<i>Gh</i>	1.59	2.08	-0.27	0.957	10.1	8.2	1589	0.56	0.05	1.14	0.09
<i>Qr</i>	0.38	2.02	0.42	0.999	11.1	6.7	1595	0.45	0.07	0.79	0.23
<i>Oa</i>	1.27	2.18	0.31	0.991	14.2	12.6	1597	0.76	0.14	1.98	0.36
<i>Vm</i>	1.81	2.24	0.09	0.994	7.7	8.5	1126	0.5	0.13	1.16	0.51
<i>Eg</i>	-4.76	1.09	1.54	0.977	12.8	10.8	1205	0.74	0.12	1.7	0.38
<i>Ps</i>	7.31	3.3	-0.80	0.999	13.7	7.8	1361	0.42	0.12	1.05	0.16
<i>La</i>	-0.93	1.8	0.79	0.986	16.3	11.7	1458	0.67	0.27	1.65	0.47
<i>Gg</i>	-4.24	1.23	1.55	0.965	13	11.4	1157	0.54	0.17	1.76	0.4
All	-1.79	1.61	0.93	0.982	12.3	10.7	1340	0.66	0.2	1.62	0.49

^aSpecies abbreviations are given in Table 2.1.

2.3.4. Are trees cylindrical with a homogeneous distribution of biomass?

The third part of Table 2.4 and Figure 2.2 show that n was significantly different from 0 for all species. Moreover, for m , only four species (*G. hexapetala*, *Q. rosea*, *V. michelii*, and *P. schomburgkiana*) had values not significantly different from 1. Figure 2.2.A first shows a considerable interspecific variability for the n values, which ranged from 0.3 to nearly 0.8, meaning that trunk forms were in between cylinders ($n = 0$) and cones ($n = 1$). The global mean stands for a mean form closer to a cone than to a cylinder. The m values (Figure 2.2.B) were also variable between species and were, for a majority of species and for the global mean, greater than 1, meaning that the center of gravity was closer to the base than to the top of the saplings. The power-law models fit well with the observed data. Examples of individual fittings are shown in Figure 2.3. The species chosen are among those with the highest (*B. prouacensis*) and the lowest (*E. grandiflora*) intraspecific variability for n and m . The analysis of the n and m values also shows that the mean difference between m and $2n + 1$ was $31.3\% \pm 14.6\%$ SD.

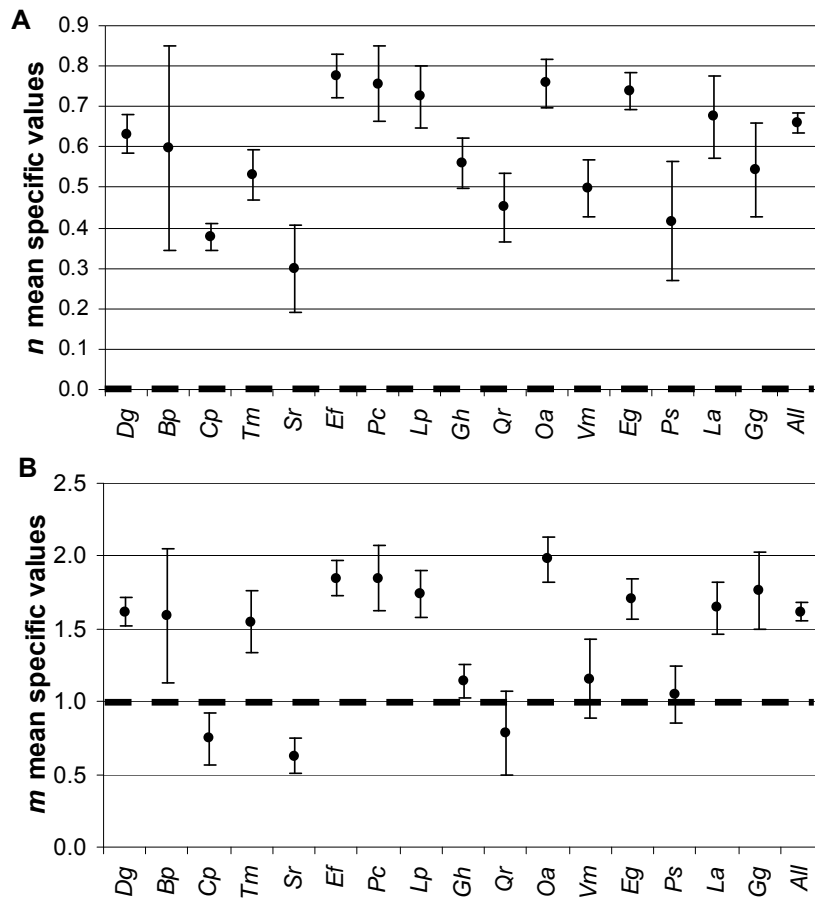


Figure 2.2. Mean specific values and mean value of all species together (last point of each plot) for (A) stem taper n and (B) biomass distribution m . Vertical bars represent the confidence intervals (95%). Dotted lines highlight classical assumption values for each parameter ($n=0$ and $m=1$). All the mean values of n are significantly different from 0, and the majority of the mean values of m are significantly different from 1.

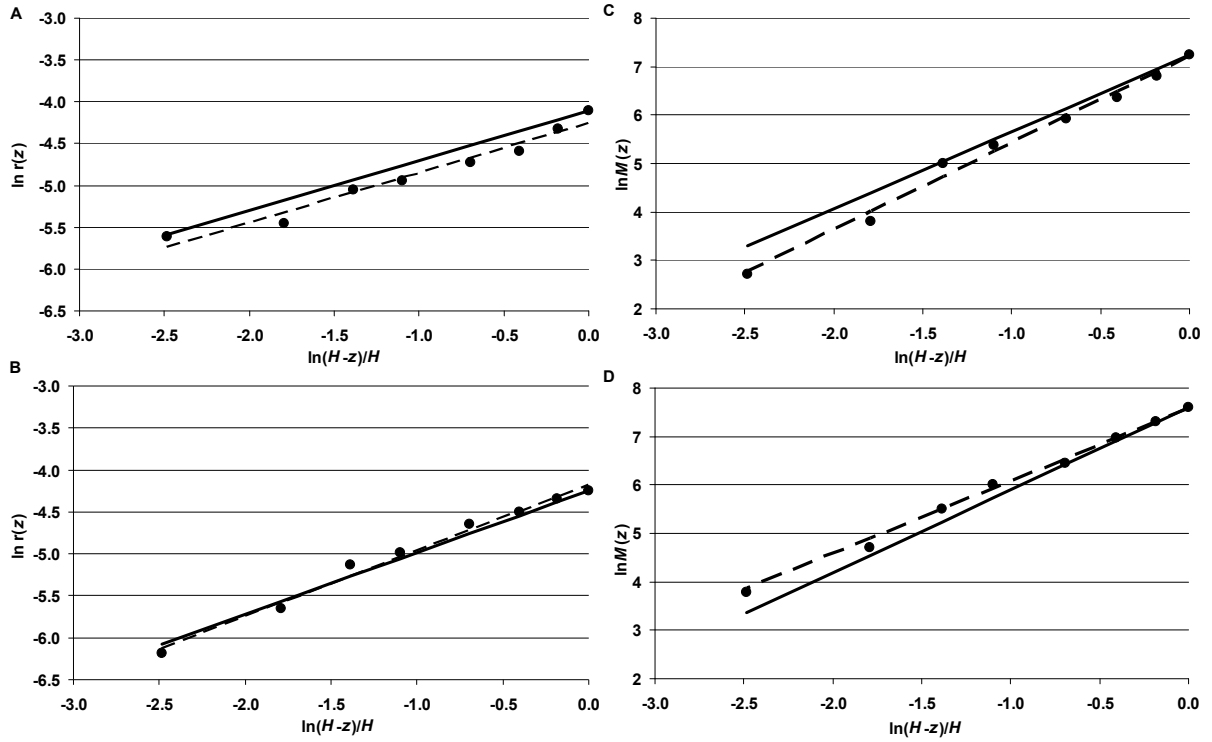


Figure 2.3. Validation of the power models used to determine stem taper n and biomass distribution parameter m : $\ln r(z)$ vs. $\ln[(H-z)/H]$ for (A) *Bocoa prouacensis* and (B) *Eperua grandiflora*; and $\ln M(z)$ vs. $\ln[(H-z)/H]$ for the same (C) *B. prouacensis* and (D) *E. grandiflora* according to Eqs. (2) and (3). The points represent the measured values of $\ln r(z)$ or $\ln M(z)$; the dotted lines represent the values estimated with n (or m) determined at the individual level, *i.e.*, the log-log regressions; the continuous lines represent the values estimated with n (or m) mean specific values. The determination coefficients for measured points are: $R^2 = 0.965$ (for n) and 0.991 (for m) for *B. prouacensis* and 0.989 (for n) and 0.997 (for m) for *E. grandiflora*.

2.3.5. Testing simplifications of the model

d) Comparisons between models

According to the previous analysis, four levels of simplification of our model (Eq. (9)) were considered. All four models used a species-specific mean for E and L . F was either computed from a global regression (F_{gr} in the model name) or set to the mean species-specific value (F_m). V was computed from regression relationships (Table 2.4), either at the community level (V_{gr}) or at the specific level (V_{sr}). The simplified models all led to an almost unbiased estimation of both H_{cr} and RF , with slopes close to 1 (Table 2.5). The determination coefficients were high for the prediction of H_{cr} but lower for RF . It clearly appears that using F_{gr} rather than F_m leads to lower determination coefficients for the RF . The classical model

produced lower determination coefficients than those of models $F_m V_{gr}$ and $F_m V_{sr}$, and, more importantly, it led to a substantial bias, namely an underestimation of H_{cr} and an overestimation of RF . On the basis of this analysis, models $F_m V_{gr}$ and $F_m V_{sr}$ were identified as the best models for predicting H_{cr} and RF . The use of V_{sr} provided the most accurate results, but V_{gr} can also be used without much decrease in accuracy. The use of global mean values of E , L , and F with V_{sr} (Table 2.6) also resulted in a low bias.

Table 2.5. Comparisons of H_{cr} and RF computations by different combinations of assumptions for E (wood modulus of elasticity), L (saplings load *i.e.* ratio of the whole biomass to trunk volume), F (form), and V (trunk volume) and by the complete model. Determination coefficient (R^2) and slopes of linear regressions between both computation ways are given.

Model name	E	L	F	V	R^2		Slopes	
					H_{cr}	RF	H_{cr}	RF
$F_{gr} V_{gr}$	sp mean	sp mean	glob reg	glob reg	0.88	0.352	0.963	0.98
$F_{gr} V_{sr}$	sp mean	sp mean	glob reg	sp reg	0.886	0.394	0.971	0.979
$F_m V_{gr}$	sp mean	sp mean	sp mean	glob reg	0.874	0.702	0.96	0.977
$F_m V_{sr}$	sp mean	sp mean	sp mean	sp reg	0.889	0.733	0.967	0.975
Classical		classical formula			0.827	0.629	0.807	1.167

Note: sp mean = mean specific value (“m” in model name); glob reg = regression constructed with all of the species together (“gr” in model name); sp reg = species-specific regressions (“sr” in model name); classical formula = Eq. 10.

Table 2.6. Effects of the use of a mean interspecific value (glob mean) vs. a specific mean (sp mean) of E (wood modulus of elasticity), L (load), or F (form) in the $F_m V_{sr}$ model for H_{cr} and RF calculations. The first part of the table explains the proxies used in each case (Table 2.5); the second gives the determination coefficients and slopes of comparison with the calculations done with the complete model, for both H_{cr} and RF , respectively.

	E	L	F	V	R^2		Slopes	
					H_{cr}	RF	H_{cr}	RF
Used proxies	glob mean	sp mean	sp mean	sp reg	0.868	0.656	0.965	0.966
	sp mean	glob mean	sp mean	sp reg	0.987	0.947	0.987	1.018
	sp mean	sp mean	glob mean	sp reg	0.815	0.581	0.957	0.956

e) Ranking of species

The ranking of species obtained with models $F_m V_{gr}$ and $F_m V_{sr}$ were strongly correlated ($P < 0.01$) with that obtained with the complete model ($R_{\text{Spearman}} = 0.888$ and 0.921 , respectively). The ranking correlation between the classical model and the complete model was clearly

lower ($R_{\text{Spearman}} = 0.456$) and not statistically significant ($P = 0.076$). Results of this test confirmed those obtained in the previous section—that model F_mV_{sr} is the most accurate.

f) Predicting degree of self-support

The complete model and our simplified versions, F_mV_{gr} and F_mV_{sr} , revealed significant differences between means of RF for both habits, self-supporting and non self-supporting (Table 2.7). The mean values given by models F_mV_{gr} and F_mV_{sr} were close to those given by the complete model. If we used individual values and considered a margin of ± 0.1 , the RF of some saplings did not correspond (out of the margins) to their habit. Finally, for the classical model, the mean values were higher than for the three other models. The individual values were frequently higher than 1, predicting that almost all the saplings were nonself-supporting. The complete model and our simplified versions revealed an RF significantly lower than 1 for self-supporting saplings and not significantly lower than 1 for nonself-supporting saplings (Figure 2.4). The classical model provided higher values with no significant distinction between mean RF of self-supporting saplings and the buckling limit 1.

Table 2.7. RF calculated according to different versions of the model for saplings of *Tachigali melinonii* known to be self-supporting (S) or non self-supporting (NS). The models used to calculate RF are complete, F_mV_{gr} , F_mV_{sr} , and the classical model. The intermediate lines contain the mean RF for each habit and each model. The last row of the table gives the P value of the Mann-Whitney test between S and NS trees for each model. A P value under 0.05 indicates a significant difference of RF between both habits. Boldface values correspond to values not in accordance with the sapling's habit.

Habit	Complete	F_mV_{gr}	F_mV_{sr}	Classical
$S1$	0.8	0.67	0.7	0.87
$S2$	0.78	0.73	0.73	0.95
$S3$	0.82	0.81	0.82	1
$S4$	0.88	0.95	0.94	1.18
mean	0.82	0.79	0.79	1
$NS1$	0.95	0.79	0.85	1.09
$NS2$	0.93	0.86	0.92	1.1
$NS3$	0.98	0.9	0.94	1.14
$NS4$	1.19	1.02	1.06	1.38
$NS5$	0.87	0.96	0.98	1.18
$NS6$	0.98	1.04	1.07	1.38
$NS7$	0.99	1.05	1.07	1.17
$NS8$	0.94	0.99	0.98	1.22
mean	0.98	0.95	0.98	1.21
P	<0.05	<0.05	<0.05	0.06

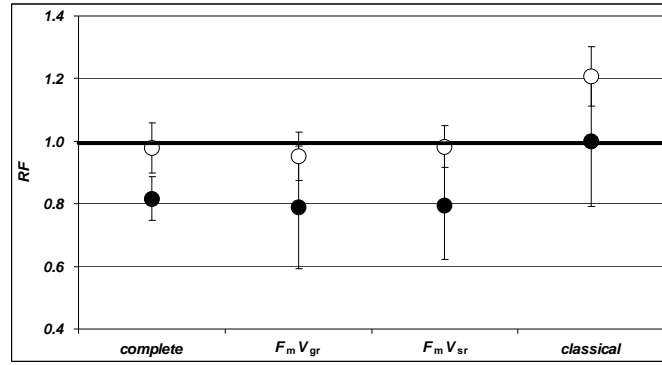


Figure 2.4. Mean RF for self-supporting saplings (solid circles) and nonself-supporting saplings (open circles) calculated by different versions of the model (complete, $F_m V_{gr}$, $F_m V_{sr}$, or classical). Vertical bars represent the confidence intervals (95%). The boldface horizontal bar represents the theoretical buckling limit.

2.4 Discussion

This work aims at determining a way to accurately measure the buckling risk factor of saplings. Within the context of forest ecology, the study of plant functional traits and their diversity is a central issue, and the buckling risk has not been accurately studied among sapling populations. We propose a detailed study of this trait assessment and a method to measure it on a wide range of plant populations. The H_{cr} sensitivity analysis shows the predominance of the size factor V . This result simply expresses the fact that the maximal height that a tree can achieve mainly depends on the amount of material it is made of. It should be noted that the contribution of the volume factor to the total variance of H_{cr} is directly controlled by the range of sizes of the studied trees. If a wide size range is used, then the volume factor is the main contribution to the variance of H_{cr} . For instance, Niklas (1994) studied plants with diameters ranging from 0.003 m to 3 m. The effect of size-independent factors is of much greater biological significance in terms of biomass allocation and optimal mechanical design. The most original result of our work concerns the demonstrated preponderance of the form factor F among size-independent factors. Researchers usually assume that the form factor is constant, *i.e.*, that trees are homogenous and cylindrical (McMahon 1973; Claussen & Maycock 1995; Niklas 1995; Niklas 1997; Sterck & Bongers 1998; Niklas 1999; van Gelder *et al.* 2006). As shown in Figure 2.2, this assumption does not correspond to the reality of stem form. Moreover, the form factor has large interspecific variability, showing that the distribution of biomass within the tree is an important biomechanical trait of the species. The use of the classical formula (Eq. (10)) leads to an underestimation of H_{cr} and an overestimation of RF , confirmed by the analysis of the

subsample of *T. melinonii* for which the habits are known. Those results are not surprising because the classical formula considers a cylinder, while the majority of the taper values are closer to a cone ($n = 1$). Obviously, with the same amount of material, a cone can be built higher than a cylinder. Indeed, a cone has both a lower load in its distal part where the lever arm is the biggest and a higher bending inertia in the basal part that is subjected to the highest bending moment. These results are consistent with those of Keller and Niordson (1966), who found optimal taper values comprised between $1/3$ and $3/2$ for unloaded and loaded columns (with an infinitely higher load than its own weight), respectively. Our values of n are closer to $1/3$, which corresponds to the sapling situation, *i.e.*, loaded by non infinite mass. Moreover, when researchers assume cylindrical trees of a given diameter (McMahon 1973; Claussen & Maycock 1995; Niklas 1995; Niklas 1997; Sterck & Bongers 1998; Niklas 1999; van Gelder *et al.* 2006), the estimation of H_{cr} is very sensitive to the choice of the tree diameter (basal, at breast height, etc.), and such choices are rarely discussed. Therefore, disregarding accurate estimations of form factors leads to a bias of the RF estimate because the form factor is both a determining factor of the RF and variable among tree species. Moreover, even if it is not strong, a significant ($P < 0.05$) relationship has been found ($R^2 = 0.319$) between form factor and the size of saplings. As a result of the small range of sizes in our sample, we were able to use a specific mean value for this factor, but the transposition of this result to a wider sample may not be advisable. Biologists and foresters have been studying stem growth and taper for a long time (Larson 1963; Claussen & Maycock 1995). Even if some authors (Chiba & Shinozaki 1994; Chave *et al.* 2005) have reported no change in stem form of saplings over time, there is evidence that this factor is modulated by the immediate environment of the sapling: light, population density, and resource availability (Larson 1963; Claussen & Maycock 1995; Briand *et al.* 1999; Dean *et al.* 2002). Fewer data are available on the mass distribution parameter m along the trunk, which integrates biomasses of both the trunk and the branches (wood and leaves). Because trunk wood is quite heavy, we would expect that m could be linked to n . However, such a relationship was not found, and moreover, m is different from $2n + 1$, which means that the tree cannot be modeled as a pole of constant density. King and Loucks (1978) emphasized the importance of mass distribution and developed a model of H_{cr} based on the ratio R of crown biomass to trunk biomass. Niklas (1994) underlined and completed the results of King and Loucks using an R varying with species and size to compute the H_{cr} . A correct estimation of the form factor is the main difference between our models and the classical formula, a difference that leads to considerable discrepancies, including a different ranking of species relative to their RF .

Therefore, it is essential that any biomechanical study based on buckling analysis acquire data and use existing data about form factors. To avoid the complicated problem of calculating Bessel roots that are not standard mathematical functions, we proposed a simple polynomial fitting of c_v that will provide practical help for the calculation of F and for further studies.

The load factor was not very sensitive; inter- and intraspecific variabilities are comparable. Therefore, the estimation of L always leads to a slight bias of H_{cr} and RF calculations. Moreover, interspecific variations can be overlooked without much loss in the accuracy of predictions; the use of a global mean value in the $F_m V_{sr}$ model leads to results similar to those given by the complete model. However, the stable value of L should depend on the studied situation. Finally, we chose to use a mean specific value for E . Although less sensitive than the form factor, the wood modulus of elasticity is involved in the variability of biomechanical stability, as emphasized by van Gelder et al. (2006). We found greater inter- than intraspecific differences for E . This is consistent with other works (Wiemann & Williamson 1988; Barbosa & Fearnside 2004; Muller-Landau 2004). Wood density is known to depend on the ecology of the species (Wiemann & Williamson 1988; Suzuki 1999; Woodcock & Shier 2003; Muller-Landau 2004), with less dense and stiff wood on pioneer, fast-growing species. Thus, the use of a mean specific value seems acceptable and requires only a few destructive measurements because of the low intraspecific variability. However, we stress that the actual measured factor is wood basic density and not Young's modulus of elasticity. We used a relationship between wood modulus of elasticity along the grain and basic density, as is typical in cellular materials and wood science (Kollmann & Cote 1968), and made sure that it was very good at predicting interspecific variations of wood stiffness (Fournier *et al.* 2006). Wood basic density is linked to Young's modulus, but this relationship is subject to exceptions (Guitard 1987) because of the ultrastructure of wood cells (the microfibril angle may differ among woods of similar basic density, resulting in differences in mechanical properties as well). Wood basic density is less variable than Young's modulus, and we may thus underestimate the participation of this factor in the total variance of H_{cr} . Nevertheless, each time we had the opportunity to directly verify the accuracy of the estimation for tropical green wood, the predicted value of E was very close to the measured value (Clair *et al.* 2003). However, because many studies reveal variations in the modulus of elasticity with ontogeny (Rueda & Williamson 1992; de Castro *et al.* 1993; Woodcock & Shier 2003), environment (Fearnside 1997; Suzuki 1999; Baker *et al.* 2004), or the ecology of the species (Wiemann & Williamson 1989; Muller-Landau 2004), it is advisable to make new measurements for each new population studied. Using a mean interspecific value of E in the $F_m V_{sr}$ model does not reduce

the precision of calculations, with the exception, once again, of the RF calculation. It is therefore acceptable to use a mean interspecific value to avoid destructive measurements. Some authors have also reported that wood properties change from pith to bark (Wiemann & Williamson 1989; Woodcock & Shier 2002). Changes may also occur because of reaction wood production. We measured wood properties on segments representing the whole stem section, thus giving us a “global modulus of elasticity”. The mechanically correct measurement of the equivalent modulus of elasticity would have required us to consider each different layer and its relative contribution to the flexural inertia, but because E is not the main contributing factor to H_{cr} and because of the high interspecific variations, we could use this method without inducing too large of an error.

Within the framework of this study, the analysis of *T. melinonii* saplings clearly shows that trees in a forest are not always self-supporting. Thus, RF values larger than 1 are not only due to an artifact, as suggested by Niklas (1994), but they can reveal a non self-supporting habit as part of a growth strategy. Assumptions made in our simplified models do not considerably change the ranking of species according to their biomechanical strategy. This is not the case with the classical formula. However, the accuracy of the estimation by Greenhill’s model was not obvious because there are many underlying assumptions: consistently circular cross sections, branch weights assumed to act similarly to the trunk with no additional bending due to asymmetric development, perfectly rigid anchorage, wood variability, etc. We verified that Greenhill’s model by itself is a good estimation of the self-supporting habit. When comparing self-supporting and non self-supporting trees, we found that the model accurately discriminated between the different habits. This type of discussion about the performance of buckling mechanical models rarely occurs in the literature (Tateno & Bae 1990). We finally proposed a better way to estimate H_{cr} and RF ; in contrast to the widely used classical formula, our method emphasizes the importance of form factor values and variability. Concerning biomechanical ecological studies of tree species, we suggest that the height and diameter of each individual be measured non-destructively, then the mean values for E , L , and F and the relationships between V and H and D_{150} should be estimated using smaller samples of harvested trees for each population. In any case, the use of a global relationship for V does not induce a large bias. Moreover, the method developed (*i.e.*, the analysis of variance among the samples that justifies the choice of estimations for each factor and allows a classification of factors according to their sensitivity) is easy to reproduce in other situations, for example, in comparisons of different plant forms in phylogenetic studies. Further studies will focus on using this method to monitor and analyze the biomechanical diversity of tree species in

permanent plots and to understand the relationship between biomechanical traits and species ecology.

3. SPECIES DIFFER IN MECHANICAL DESIGN SAFETY AND PLASTICITY, RELATIVELY TO ECOLOGICAL STRATEGIES IN THE TROPICAL RAIN FOREST UNDERSTORY

3.1 Introduction

Within the context of the wide range of biodiversity of tropical rain forests, many studies aim at understanding how such a great number of tree species can coexist (MacArthur 1960; Connell 1978; Clark & Clark 1992; Phillips *et al.* 1994; Schnitzer & Carson 2001). The variable conditions, mainly of light resources, created by the stratification of the forest both vertically and horizontally (through treefall gaps) (Oldeman 1974; Yoda 1974; Chazdon & Fetcher 1984) are thought to be responsible for this coexistence (Kneitel & Chase 2004; McGill *et al.* 2006). Actually, the existing trade-offs between functional plant traits (Kneitel & Chase 2004; Baraloto *et al.* 2005; Poorter *et al.* 2006; Sheil *et al.* 2006) lead to different species strategies (Grime 1977; Westoby 1998) linked to these variable conditions. According to their ecological preferences, species are more or less well adapted to a given micro-environment, and the wide range of adaptation patterns, or ecological strategies, is supposed to allow species to coexist in a variable environment that combines many micro-environments. In this way, the study of a wide range of communities is simplified by the use of trade-offs that combine different functional traits and allow the classification and grouping of species (McGill *et al.* 2006). Some functional traits have species-specific values in a given context and are thus used to rank species. For example, these traits may include stress tolerance (Coomes & Grubb 2003; Baraloto *et al.* 2007), seed size (Dalling & Hubbell 2002; Ackerly & Cornwell 2007), maximum height (Thomas 1996; Kohyama *et al.* 2003) and architecture (King & Maindonald 1999; Falster & Westoby 2003). Many studies aim at linking those traits and trade-offs with light demand (King & Maindonald 1999; Sterck *et al.* 2001; Coste *et al.* 2005). On the contrary, parameters that are not specific to a species allow the adaptation of plant development in relation to environmental conditions. For example, forest density and, therefore, the light environment, may influence tree architecture, form or growth (Larson 1963; Iwasa *et al.* 1984). At some developmental stages, these competition constraints are very important. Once the seedling stage has passed, survivors enter the sapling stage, critical in tree life history (Swaine *et al.* 1987), which deals more with growth and establishment in the forest than with mortality (Aiba & Kohyama 1997). At this stage,

submitted to the considerable constraint of the very dark understory, trees forage for light resources according to different strategies (Falster 2003; Sterck *et al.* 2005). Shade-tolerant species wait for better light conditions and produce wide and sometimes eccentric crowns that maximize light interception (Aiba & Kohyama 1997). Less shade-tolerant species, for which reaching higher light levels is urgent, invest more in height growth and less in crown construction and diameter growth, as shown by several authors (Kohyama & Hotta 1990; King 1996; Sterck & Bongers 2001). It is assumed that these growth adaptations lead to different degrees of mechanical instability due to the development of wide crowns, on the one hand, and to the extreme slenderness of the stem, on the other, and are thus assumed to be linked to shade tolerance as well (Sterck & Bongers 1998; van Gelder *et al.* 2006).

As emphasized by Oldeman and Van Dijk, in (Turner 2001), who defined the “gambler” strategy, risk is an important feature when classifying species strategies. Buckling as a result of mechanical instability occurs when the plant is no longer self-supporting (McMahon 1973; Niklas 1992). At the sapling stage in the tropical rain forest understory, buckling is a significant mechanical risk as shown by frequent observations of non self-supporting individuals (Figure 3.1), as opposed to relatively scarce wind breaks or uprooting (Turner 2001).



Figure 3.1. Two saplings of *Tachigali melinonii* right after cutting. On the left, the sapling is self-supporting. On the right, the sapling has gone beyond its critical buckling height. White arrows indicate the position of the trunk.

Thus, we assume that buckling risk is the relevant synthetic trait for studying relationships between mechanical design and ecology of saplings in a tropical rain forest. Buckling risk combines different traits such as wood stiffness, stem taper, biomass distribution and slenderness (height and diameter) (Greenhill 1881; Jaouen *et al.* 2007). The support function has a high cost in terms of energy and biomass in woody plants. Therefore, it should be possible to shed new light on the classification of species strategies by: (1) studying the way that these traits and the synthetic buckling risk vary among tree species, and (2) linking this variation to other traits that describe their general ecological preferences. Environmental conditions may have an influence on intraspecific buckling risk variations. Furthermore, an ontogenic variation of buckling risk has been reported by different authors such as Sterck and Bongers (1998) over a wide range of sizes, see also King (1987); Rich *et al.* (1986) and van Gelder (2006). Such intraspecific variations should also have an ecological significance: variations in buckling risk with the light environment or sapling size should reflect differences in the way species manage their mechanical risk.

Therefore, in this paper, we propose to study the variations of these fundamental traits at the sapling stage among tropical tree species with various degrees of shade tolerance that coexist at the same site in both natural and slightly disturbed forest stands. The aims are: (1) to study the variations of the buckling risk between species and within species, considering ontogenic and environmental effects; (2) to clarify how buckling risk components are combined among species; and (3) to identify strategies among species by combining all the defined traits and species ecological preferences.

3.2 Materials and Methods

3.2.1. Study site

This study took place at the Paracou Experimental Research Station (5°18' N, 52°23' W) in the coastal region of French Guiana. The station was established in 1982 and divided into 9-ha forest plots. Two of these plots were used in this study. The first one was an undisturbed reference plot (plot 11) and the second (plot 12) had undergone the most extensive silvicultural treatment (selective logging and poison girdling of big non-commercial trees) applied at the station (see Gourlet-Fleury *et al.* (2004) for details). Logging was responsible for the initial disturbance and took place between 1984 and 1986. Within each plot, all of the trees with a diameter at breast height (*dbh*) > 10 cm were identified, georeferenced and their *dbh* measured every two years. The total basal area was constant in the reference plot and increased in the disturbed plot as a result of the extensive losses resulting from the treatment.

Those two plots thus provided a gradient of disturbance for our study. Our measurements were made during the first half of 2004, about 20 years after the silvicultural treatments.

3.2.2. Plant material and measurements

We measured the diameter at 1.50 m aboveground (D_{150}) and the height (H) of saplings with D_{150} ranging between 1 and 7 cm, in both chosen plots. The saplings used in our study were a sub-sample of those botanically identified and georeferenced at the station during a previous study done by Flores (2005). The 15 chosen species (Flores 2005) are among the most numerous at the station and are distributed along the gradient of shade tolerance from understory species to long-lived heliophilics (not including the strict pioneers that are no longer present at the sapling stage at the station). We measured about 50 saplings of each species in each plot (Table 3.1). The distribution of saplings according to their D_{150} is consistent with that described by Flores (2005), who considered all existing saplings of the chosen species. Our sample is then representative of the sapling population of this size range. Consistent with many studies in tropical forestry (Sterck & Bongers 1998; de Graaf *et al.* 1999; Gourlet-Fleury *et al.* 2005), we used, for practical reasons, the diameter D_{150} (and not stem height or volume) to characterize tree size. H and D_{150} are well correlated ($R^2=0.76$, $p<0.001$). D_{150} is thus a good proxy of sapling position in the vertical light gradient (Oldeman 1972). Species and sapling distribution and description are detailed in Table 3.1. The number of saplings we could find for three of the species is lower than for the other species. *Carapa procera* and *Tachigali melinonii* had regeneration difficulties related to their heliophilic character, although they represent a large part of the mature tree community. *Sextonia rubra* generally has less saplings of this size throughout the station (Gourlet-Fleury 2000) and, moreover, is often found with a broken crown. This sample of 1385 saplings will be referred to as the “wide sample” below. It allows us to study buckling risk variations, taking expected effects of size and environment into account.

Table 3.1. Presentation of plant material: species identity; sample size in reference (Ref.) and disturbed (Dist.) plots and the sum of both plots; saplings size (mean \pm standard deviation) and environment indices (mean \pm standard deviation) including both plots.

code	species Latin name	botanical family	Ref. plot	Dist. plot	All	H (m)	D ₁₅₀ (cm)	SCI (cm ² .m ⁻²)	IDI (cm ² .m ⁻²)
Bp	<i>Bocoa prouacensis</i>	Caesalpinaceae	49	50	99	4.7 \pm 2.6	2.4 \pm 1.3	27.6 \pm 8.4	2.3 \pm 5.0
Cp	<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	18	34	52	6.2 \pm 2.6	3.5 \pm 1.5	24.7 \pm 8.2	6.0 \pm 8.4
Dg	<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpinaceae	50	49	99	4.7 \pm 2.2	2.6 \pm 1.4	26.9 \pm 10.1	2.6 \pm 4.8
Ef	<i>Eperua falcata</i>	Caesalpinaceae	48	55	103	4.9 \pm 2.3	2.7 \pm 1.4	27.1 \pm 7.9	5.8 \pm 10.2
Eg	<i>Eperua grandiflora</i>	Caesalpinaceae	50	50	100	5.1 \pm 2.5	2.4 \pm 1.3	30.5 \pm 13.1	5.6 \pm 9.2
Gh	<i>Gustavia hexapetala</i>	Lecythidaceae	39	50	89	4.1 \pm 1.9	2.4 \pm 1.3	26.2 \pm 12.4	4.6 \pm 10.6
La	<i>Licania alba</i>	Chrysobalanaceae	50	50	100	4.2 \pm 2.0	2.1 \pm 1.1	26.1 \pm 9.9	6.6 \pm 10.4
Lp	<i>Lecythis persistens</i>	Lecythidaceae	51	50	101	4.6 \pm 2.3	2.4 \pm 1.3	28.2 \pm 12.8	4.3 \pm 7.9
Oa	<i>Oxandra asbeckii</i>	Annonaceae	50	49	99	5.0 \pm 2.0	2.6 \pm 1.3	29.2 \pm 12.0	3.9 \pm 9.4
Pc	<i>Pradosia cochlearia</i>	Sapotaceae	50	50	100	4.7 \pm 2.1	2.6 \pm 1.2	28.0 \pm 9.5	5.9 \pm 10.8
Ps	<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	Elaeocarpaceae	50	50	100	4.4 \pm 2.0	2.1 \pm 1.0	29.0 \pm 11.6	6.0 \pm 9.6
Qr	<i>Qualea rosea</i>	Vochysiaceae	50	72	122	5.1 \pm 2.6	2.5 \pm 1.3	25.2 \pm 10.5	9.5 \pm 11.5
Sr	<i>Sextonia rubra</i>	Lauraceae	27	30	57	3.1 \pm 1.1	1.8 \pm 0.7	27.8 \pm 10.9	2.8 \pm 7.4
Tm	<i>Tachigali melinonii</i>	Caesalpinaceae	14	50	64	5.7 \pm 2.7	2.4 \pm 1.3	23.8 \pm 6.4	10.7 \pm 11.2
Vm	<i>Virola michelii</i>	Myristicaceae	50	50	100	5.2 \pm 2.6	2.5 \pm 1.5	25.4 \pm 8.7	5.4 \pm 9.4
All			646	739	1385	4.8 \pm 2.3	2.5 \pm 1.3		

Another sapling sample is used in this paper. It corresponds to 139 individuals, widely described in the work of Jaouen et al. (2007). Destructive measurements of those saplings have been used to determine an accurate method to compute individual buckling risk factor. The site, the species and the size range are the same as for the wide sample described above. This sample is referred to as the “detailed sample” below. It will be used to analyze the contribution of the morphological and mechanical stem properties involved in buckling risk variations between species. Consistency between the results provided by both samples will be validated whenever possible.

3.2.3. Description of the environment

Several authors (Clark & Clark 1992; Gourlet-Fleury 1998; Moravie *et al.* 1999; Mailly *et al.* 2003) proposed competition indices in order to model the growth of trees according to their environment and neighborhood. Indices predicting tree growth often depend on a quantification of the surrounding trees through basal area or crown size. We used the indices determined by Gourlet-Fleury (1998) at the same site. The first index is a static competition

index (*SCI*). It is computed as the total basal area in a 10-m radius circular zone surrounding each sapling the year before our measurements. The second index quantifies the intensity of the disturbance near the sapling, and is referred to as the “Initial Disturbance Index” (*IDI*). It is computed as the reduction in total basal area induced by the silvicultural treatment (between 1984 and 1987) in a 10-m radius circular zone surrounding each sapling. These indices were computed for each sapling using the Paracou tree database (Gourlet-Fleury *et al.* 2004) provided by CIRAD-Forêt, and containing georeferenced data of all trees with *dbh* > 10 cm. All the chosen species are well represented at the adult stage in the forest plots (Morneau 2007), so that the production of seedlings and saplings is not a limiting factor. We can thus assume that the average environments described by our indices result from selective mortality among saplings, linked to competition and disturbance tolerance. We will therefore define ecological preference traits as the average environment where the saplings of each species are found. The indices at the individual level will be used to study the plasticity of the buckling risk with respect to competition or initial disturbance.

3.2.4. Computation of the stability of individual saplings in both samples

Jaouen *et al.* (2007) developed a method for calculating the critical buckling height based on Greenhill’s formula (1881). In that work, the critical buckling height of a tree (H_{cr}) is defined as the maximal height that the tree could reach without buckling, for a given volume of stem material. It can be computed as a product of four components:

$$H_{cr} = 0.21E^{1/4}F^{1/2}V^{1/4}L^{-1/4} \quad (1)$$

where E (Pa) is the wood modulus of elasticity, V (m³) the volume of the trunk, and L (kg m⁻³) the structural load defined as the ratio of sapling fresh biomass (including trunk, branches and leaves) to trunk volume. F is a form factor that depends on allometric exponents referred to as n and m . The parameter n defines the way the diameter changes along the trunk (*i.e.*, stem taper): $n=0$ for a cylindrical stem and $n=1$ for a conical stem. The parameter m defines the distribution of biomass within the tree: $m=1$ for a uniform biomass distribution, $m<1$ if the biomass is concentrated near the top and $m>1$ if the biomass is located near the base. The unit of H_{cr} computed by Eq. (1) is meters.

The risk factor (*RF*) (no unit) is defined as the ratio between the actual height and the critical buckling height of a tree ($RF \geq 1$ indicates mechanical instability). It can be expressed as:

$$RF = \frac{H}{H_{cr}} = 5E^{-1/4}F^{-1/2}L^{1/4}S^{1/4} \quad (2)$$

Thus, the risk factor depends on the same parameters E and L as the critical buckling height, on a modified form factor F' and on an effect of the stem slenderness S (m) representing the ratio H^3/D_0^2 , (where D_0 is the diameter at the stem base). More details and the different steps between Eq. (1) and (2) are given in Appendix A.

Using the saplings of the detailed sample, Jaouen et al. (2007) showed that individual values of critical buckling height can be estimated from non-destructive measurements of height and diameter, using specific mean values for the wood stiffness, structural load and form factors, and specific allometric relationships to estimate V ($\ln V = a + b \ln D_{150} + c \ln H$). We used this method to compute the RF on the wide sample, based on the specific values of E , F' , L , a , b and c obtained on the detailed sample (Table 3.2). Jaouen et al. (2007) showed that using these simplifications instead of detailed data provides a fairly good estimation with low bias ($R^2=0.73$ between the simplified model and the complete model, with slope=0.98).

Table 3.2. Risk factor components and species-specific traits. Mean species-specific values of the components of the critical buckling height (H_{cr}) and buckling risk factor (RF) (from (Jaouen et al. 2007)): E =wood stiffness, n =stem taper parameter, m =biomass distribution parameter, F =form factor for H_{cr} , F' =form factor for RF , L =structural load, S =stem slenderness, RF : mean species-specific risk factor (calculated from the wide sample), SPD_{150} : species-specific values of ontogenic trend and $SPIDI$: environmental sensitivity.

Species	E (Gpa)	n	m	F	F'	L (kg m ⁻³)	$S \times 10^3$ (m)	RF	$SP \cdot D_{150}$ (cm ⁻¹)	$SP \cdot IDI$ (cm ⁻² m ²)
Bp	15.7	0.6	1.59	10.44	7.04	1418	101	0.58	0.1	0.58
Cp	9.1	0.38	0.75	6.53	4.93	1141	93	0.83	0.07	1.28
Dg	11.2	0.63	1.61	10.72	7.12	1177	77	0.6	0.03	-0.52
Ef	11.4	0.77	1.85	11.51	7.23	1092	75	0.56	0.05	1.74
Eg	12.8	0.74	1.7	10.86	6.89	1205	128	0.61	0.05	0.85
Gh	10.1	0.56	1.14	8.21	5.64	1589	57	0.68	0.09	2.46
La	16.3	0.67	1.65	11.74	7.49	1458	94	0.54	0.05	0.81
Lp	12.5	0.73	1.74	11.14	7.12	1664	91	0.61	0.04	-0.85
Oa	14.2	0.76	1.98	12.62	7.93	1597	107	0.56	0.02	-0.35
Pc	11.7	0.76	1.85	11.6	7.31	1581	81	0.59	0.05	1.74
Ps	13.7	0.42	1.05	7.8	5.77	1361	116	0.71	0.03	1.27
Qr	11.1	0.45	0.79	6.71	4.85	1595	133	0.86	0.1	0.79
Sr	8.5	0.3	0.63	5.92	4.69	1438	39	0.68	0.1	-0.11
Tm	9.5	0.53	1.55	10.41	7.22	1040	255	0.74	0.02	6.27
Vm	7.7	0.5	1.16	8.53	5.98	1126	127	0.79	0.06	-1.88

3.2.5. Statistical analysis and definition of traits

The variations of RF between species and with ontogeny and environment will be analyzed using a general linear model of the form:

$$RF = SP + D_{150} + env.ind. + SP \times D_{150} + SP \times env.ind.$$

where SP stands for the species effect, D_{150} for the ontogenic (size) effect, “env. ind.” for one of the environmental effects: SCI or IDI for present competition and past disturbance, respectively. Interaction terms indicate species-specific ontogenic and environmental effects. The statistical significance of each term will be used to test biological hypotheses about the global or species-specific effects of D_{150} , SCI and IDI . Non-significant terms will be removed before estimating the parameters of the selected model. The sensitivity of the RF to changes in ontogeny or environmental conditions will be considered as species traits, defined as the values of the slope associated with each effect. Within each species, the magnitude of the ontogenic and environmental effects will be compared based on the standardized regression coefficients (beta coefficients). The relationships between RF and its components and between the different specific traits (RF components, environmental indices and coefficients from the linear model) are studied on the basis of their correlations and a principal component analysis (PCA). All analyses were performed with Statistica software (StatSoft France (2006), version 7.1).

3.3 Results

3.3.1. Description of the environmental and ecological preferences of species

Environmental indices (Table 3.1) allow us to rank species according to their ecological preferences. SCI mean specific values represent a shade-tolerance gradient. For IDI , the values concern the preference for more or less disturbed habitats. The indices are poorly but significantly correlated with each other, with $R^2=0.053$ ($p<0.001$). Significant differences exist between species for both indices ($p<0.001$ in each case), but with low determination coefficients: $R^2=0.017$ for SCI and $R^2=0.044$ for IDI . Among the plots, the ranges of values are from 1.3 to 86.5 cm² m⁻² for SCI and from -4.6 to 67.8 cm² m⁻² for IDI .

3.3.2. Variations of the risk factor between species, and sensitivity to size and environment

The mean values of RF by species range between 0.54 (*L. alba*) and 0.86 (*Q. rosea*) (Table 3.2). The results of the linear model reveal highly significant differences in RF between

species (*SP*: $p < 0.001$). This effect explains 32.1% of the total variance of the buckling risk factor for the wide sample and 41.3% for the detailed sample. The global effect of size is significant for both samples ($p < 0.001$), as well as the species-specific size effects ($p < 0.001$). For all species, the buckling risk increases with ontogeny (Table 3.2). However, the rate of increase of the *RF* with diameter is highly variable, ranging from 0.02 cm^{-1} (*T. melinonii*) to 0.1 cm^{-1} (*B. prouacensis*). The influence of environmental conditions was only tested for the wide sample for which a description of the environment of each sapling is available. Both global effects and species-specific effects are non-significant for the spatial competition index (*SCI*: $p = 0.219$, *SCI*×*SP*: $p = 0.228$). Once this variable is removed, the initial disturbance is found to have a significant effect on the *RF*, both at the global and at the specific level (*IDI*: $p = 0.033$, *IDI*×*SP*: $p = 0.050$). The sensitivity to the initial disturbance is variable among species (Table 3.2). This parameter is positive for many species, meaning that the buckling risk increases with the disturbance (e.g., *T. melinonii*, *G. hexapetala*). Negative values are found for some species (e.g., *V. michelii*, *L. persistens*), for which the *RF* decreases with increasing disturbance. The linear model including all significant effects (*SP*, *D*₁₅₀, *IDI*, *SP*×*D*₁₅₀ and *SP*×*IDI*) explains more than a half of the variance of the risk factor between trees (51.9%). Standardized regression coefficients (not shown) indicate that the sensitivity of the *RF* to ontogeny is greater than the sensitivity to the initial disturbance intensity for all species.

3.3.3. Do interspecific differences in mechanical risk depend mainly on geometry, wood stiffness, structural load or sapling form?

The buckling risk factor has four components: wood stiffness (*E*), tree form (*F'*), structural load (*L*) and stem slenderness (*S*). At the individual level, Spearman correlations between *RF* and its components in the initial sample showed that the buckling risk is closely correlated to slenderness ($R = 0.742$, $p < 0.001$). At the specific level, the order of importance of the four components is different (see Appendix B for the complete correlation matrix): the risk factor is closely linked to stem form ($R = -0.736$, $p < 0.01$) and wood stiffness ($R = -0.700$, $p < 0.01$), and not significantly linked to slenderness ($p = 0.152$) and structural load ($p = 0.491$). The buckling risk increases with decreasing *E* and *F'*. When studying the influence of the allometric parameters *n* and *m*, high risk is found to be associated with low values of both parameters ($R = -0.775$, $p < 0.01$ for *n*; $R = -0.771$, $p < 0.01$ for *m*) and therefore with more cylindrical trunks with high centers of gravity. Figure 3.2 shows the relative positions of each component (calculated with the exponent found in Eq. (1)) for each species. In addition, the relative standard deviations (*SD*/mean) are calculated, for each component, in the whole sample.

Results show that stem slenderness is the component that varies the most among species (relative $SD=10.7\%$), but its values are not structuring for RF , as shown by the absence of a correlation between RF and S . Thus, this high intraspecific variability means that this component is a plastic trait, depending on external conditions. However, some species have particularly low or high mean values of slenderness, such as *S. rubra* or *T. melinonii* (Figure 3.2). On the contrary, the stem form component is also variable among species (relative $SD=9.0\%$), but its values are significantly linked to RF . Then comes wood stiffness, which is moderately variable among species (relative $SD=5.5\%$), but structuring for RF . This component is thus also specifically determined and slightly plastic. Finally, structural load is not very variable (relative $SD=4.0\%$) and not significantly linked to RF . Thus, this component may not be used to regulate the buckling risk. For the two main determining components of RF , some species have low values of both $E^{-1/4}$ and $F^{-1/2}$, such as *B. prouacensis* or *L. alba*, and some have high values of both components, such as *V. michelii* and *S. rubra*. Nevertheless, even if E and F' are significantly positively correlated ($R=0.632$, $p<0.05$), some species compensate for the low value of one of the components by the high value of the other: *P. schomburgkiana* has a fairly low $E^{-1/4}$ but a high $F^{-1/2}$; the opposite is true for *E. falcata* and *T. melinonii*. It should be mentioned that *S. rubra* is often found with broken crowns, which may lead to the low value of stem slenderness found in this case. It should also be mentioned that low wood basic density (low E) is not significantly associated with a low structural load L ($p=0.152$), as could be expected.

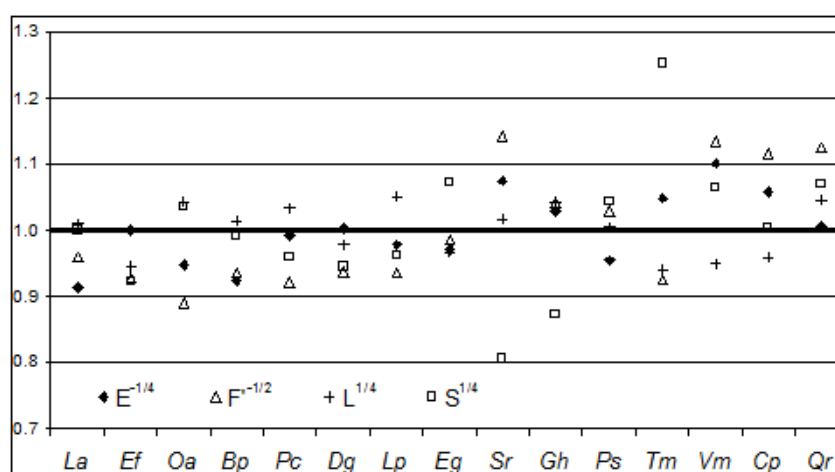


Figure 3.2. Specific relative values of the four components of the RF (wood modulus of elasticity E , form factor F' , structural load L , and stem slenderness S). Each point represents the ratio of the specific mean value of one of the components to the mean value of this component for all of the species. The closer the points to 1 (dotted line), the closer to the

global mean value. Species are ranked by increasing RF . Data are taken from the detailed sample for E , F' and L , and from the wide sample for S .

3.3.4. Organization of the different traits and trade-off

Figure 3.3.A shows a clear negative link between RF and SCI ($R_{Pearson}=-0.579$, $p=0.02$), which can be explained by the link between SCI and wood stiffness, on the one hand (Figure 3.3.B), and the good relationship between SCI and form parameters (illustrated by the relationship between stem taper n and SCI in Figure 3.3.C), on the other. The risk is thus higher for species that prefer a more open canopy and less competition because these species are characterized by low wood stiffness (whose determination is based on wood basic density) and more cylindrical trunks (low n) and with higher centers of gravity (low m). No relationship appears between SCI and structural load or stem slenderness (Figure 3.3.D). A strong tendency towards increased risk with size (SPD_{150}) is associated with a low form trait ($R_{Pearson}=-0.630$, $p<0.05$) and a low m parameter ($R_{Pearson}=-0.574$, $p<0.05$), in particular, *i.e.*, a high center of gravity. Moreover, Figure 3.3.E shows a strong decrease of sensitivity when the spatial competition index increases, *i.e.* when shade tolerance decreases, except in the case of *T. melinonii*. The environmental plasticity of mechanical risk (sensitivity to disturbance $SPIDI$) is not correlated with other traits (Figure 3.3.F) except stem slenderness ($R_{Pearson}=-0.585$, $p<0.05$). The increase of RF induced by disturbance is higher for more slender stems. The *PCA* (shown in Appendix C) summarizes these correlations between traits and explains how they are structured by species behavior. It shows two main axes structuring the total variance. The main one (46.04%) links buckling risk to competition index, wood stiffness and sapling form; the second (25.02%) mainly represents stem slenderness and sensitivity to disturbance. The projection of species shows a distribution of these species along the environmental gradient. *T. melinonii* is projected far from the other species due to its extreme slenderness and $SPIDI$ (Figure 3.3.D and F). It can be observed that the only two species belonging to the same gender, *E. falcata* and *E. grandiflora*, are close to each other on the projection, differing mainly by their positions along the second axis.

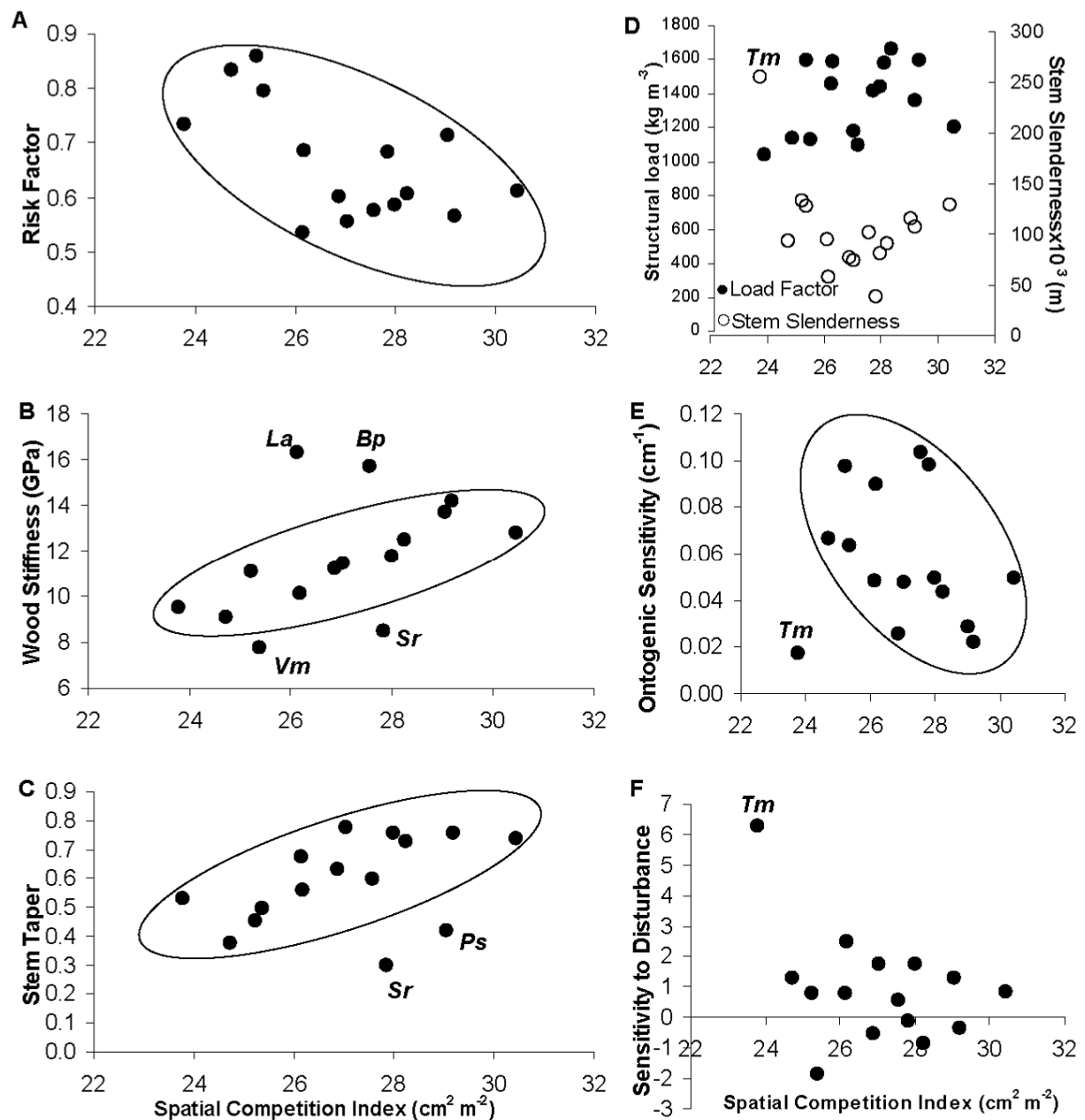


Figure 3.3. Links between different species traits and ecological preferences defined by the spatial competition index *SCI*: (A) risk factor, *RF*; (B) wood stiffness, *E*; (C) stem taper, *n*; (D) structural load, *L*, and stem slenderness, *S*; (E) ontogenic trend, *SPD*₁₅₀; (F) sensitivity to disturbance, *SPIDI*.

3.4 Discussion

Due to the local harvesting gaps made 20 years ago, the studied site offers a wide gradient of light micro-climates that provides the proper material to study differences between traits of coexisting species with different light demands, on the one hand, and the plasticity of these traits, on the other. The spatial competition index *SCI* makes it possible to classify species according to their shade tolerance at the developmental stage considered in the studied site.

The classification obtained is consistent with previous ones (Flores 2005), except for *E. grandiflora* (which has a high *SCI*, but was classified as “hemi-tolerant” by Favrichon (1995) and which is among the most competition-sensitive of Gourlet-Fleury (1997)). The other exception is *G. hexapetala*, which has a low *SCI*, but was in the most shade-tolerant group of Favrichon (1995), and then classified among the most competition-tolerant species defined by Gourlet-Fleury (1997) and described as shade-tolerant by Molino and Sabatier (2001). These divergences raise the question of the relevance of previous classifications for saplings since most are based only on adult tree observations. The disturbance index *IDI* dynamically characterizes the environmental changes. The absence of a strong correlation between *IDI* and *SCI* indicates how important forest dynamics are over a period as long as 20 years. Therefore, generally speaking, a high *IDI* represents a very rapid canopy closure after an initial important gap rather than a more open canopy. Both indices are linked to competition, especially for light. Inter- (respectively intra-) specific variations of traits with both *IDI* and *SCI* should be linked to species preferences (respectively plasticity). However, strategies in respect to disturbance or shade tolerance should be discussed quite independently.

In this study, the risk factor of individual saplings ranges between 0.22 and 1.49, with a non-negligible fraction (5.2%) above the theoretical buckling limit of 1. This range of values confirms the relevance of this trait among saplings. In similar studies, but including strictly pioneer species, Gavin et al. (1999) or van Gelder et al. (2006) found narrower and lower values (0.30 to 0.63). It can be observed that our risk factor is the inverse of the safety factor used in previous studies; the advantage of dealing with risk rather than safety has been widely discussed in Jaouen et al. (2007). Sterck and Bongers (1998) found higher values of risk - from 0.59 to 0.91 - in very similar conditions and species. However, all the previous studies used more simplified mechanical formulas for risk estimation that assume a constant cylindrical form of the trunk and neglect branch and leaf mass and sometimes even water mass in the wood. Since the effect of such simplifications is considerable on specific and individual risk factor values (Jaouen *et al.* 2007), direct comparisons with previous studies are difficult.

With the large sample studied, we were able to highlight *RF* variations with ontogeny and environment. As shown by Sterck and Bongers (1998), the effect of ontogeny is an increase of *RF* in younger sapling stages, followed by a strong decrease in older stages, which are out of the scope of this study and where buckling is not yet a relevant constraint. When looking at the links between ontogenic trend and the shade tolerance of species (Figure 3.3.E), ontogenic trend increases with the decreasing closeness of habitats, except in the case of *Tachigali*

melinonii (discussed below). This could be interpreted as follows: for shade-avoiding species, low cost height growth is highly beneficial; so the risk taken becomes greater as the tree seeks better light conditions, until the tree finds the full light of the canopy, at which point the risk strongly decreases. The sensitivity to disturbance is statistically significant but clearly lower than the ontogenic trend, with no clear relationship to shade tolerance (Figure 3.3.F). The behavior of *Tachigali melinonii* deserves to be mentioned. This extremely shade-avoiding species is more characterized by its highly significant response to disturbance than by systematic ontogenic changes (Figure 3.3.E). It is much more slender than any of the other species, and its mechanical risk increases very significantly with initial disturbance (Figure 3.3.F), due to an increase in slenderness (see below). Therefore, this species, characterized by disturbed more than open habitat (Table 3.1), does not seem to be designed to continuously adapt its risk level during height growth and usual competition for light. Instead, it appears to deal with rapid canopy closure after gaps as a result of its extreme slenderness and frequent non self-supporting strategy (pers. obs. and Figure 3.1). This type of behavior is similar to that of lianas whose ecology is known to be closely associated with treefall dynamics (Ibarra-Manriquez & Martinez-Ramos 2002). It should be mentioned that this species is not a short-living pioneer and that its strategy to survive and reach full light seems to be very efficient since *Tachigali melinonii* is a tall tree species (Favrichon 1995).

We found that the specific buckling risk is closely linked to the species ecological preference. This link has been suggested by other authors such as Rich et al. (1986), King (1987) and Sterck and Bongers (1998), and demonstrated by van Gelder et al. (2006) through a significant correlation between buckling safety margin and crown exposure index. Through careful mechanical calculations and well-adapted samplings of a large quantity of individuals among a wide range of species, we were able to clearly show the link between shade tolerance and buckling risk in our study and moreover to study which traits are mainly responsible for risk variations between species among tree form and wood properties. Many authors (e.g. Suzuki (1999), Woodcock and Shier (2003), King et al. (2005)) have shown a decrease of wood specific gravity with increasing light demand. Our results confirm these by the relative positions of *E* and *SCI*, and thus *RF*, along the first axis of the *PCA* (see Appendix C). Wood properties provide interesting functional traits for ecological studies (Falster 2006), as reported in the studies mentioned above. However, wood density is not the only trait involved, and buckling risk is mainly linked at the specific level to stem form in such a way that the buckling risk increases for more cylindrical trunks with higher centers of gravity. Mechanically, all other parameters being equal, a conical trunk with the majority of its

biomass concentrated near the base of the tree is logically more secure than a cylindrical one (see Keller and Niordson (1966) for a discussion about optimal taper). This last description corresponds to shade-tolerant saplings as opposed to shade-avoiding ones. The association of low wood stiffness and highly cylindrical trunks with high centers of mass was quite surprising since we expected the opposite relationship between form factor and wood stiffness on the basis of risk considerations. Actually, this association reflects developmental constraints associated with a high light demand and fast growth to avoid shade as rapidly as possible and to thus reach higher light levels (Falster 2003). Light wood and a high form factor due to a cylindrical stem, poorly developed branching and a single layer of leaves concentrated in the highest parts is one way of accomplishing the trade-off between growth and survival. Since these traits are no longer compensated for by a significantly lower structural load or slenderness, this leads to higher mechanical risk. It should be emphasized that this study is focused on the understory of natural or slightly disturbed forest stands where poor light conditions require foraging for light to higher canopy levels. In full light conditions of open habitats, the studied heliophilic species would have completely different morphologies and risk factors (a decrease in slenderness).

Wood stiffness and stem form are thus the specifically fixed constraints of buckling risk in accordance with shade tolerance, at least for the given range of size. The modification of buckling risk by external conditions is then supposed to be done through the last two *RF* components, structural load and stem slenderness. Structural load is a kind of “tree wood density” since it is the ratio of total tree fresh biomass to trunk volume. Tree fresh biomass is the sum of the wood dried mass of the trunk, water content mass in the living tree, and branch biomass (including wood and leaves). We could therefore expect that the considerable variations of wood dried density observed, responsible for the large variations of wood stiffness, would be associated with structural load variations. However, in our sample, structural load is not very variable and not linked to wood stiffness or to the shade tolerance index. The last component that influences buckling risk is stem slenderness. At the individual level, buckling risk is mainly linked to stem slenderness that is also the main determining factor of risk variations with ontogeny and environment (it increases with size and disturbance). Such conclusions are consistent with the slenderness variations summed up in the work of Larson (1963). Slenderness, which is highly variable among individuals of the same species, is also variable among species, but not the main determining factor of risk variations between species (except for the particular case of *Tachigali melinonii*). It is not linked to any other traits of the risk factor either.

As a conclusion, we would like to emphasize that this study shows a strong link between mechanical buckling risk - mean specific value, or intraspecific patterns of variations with size and habitat - and species light demand. Such a link reflects trade-offs or associations due to developmental constraints among the different components of the buckling risk factor. In the general context of plant traits and strategy research, our study underscores the interest of including biomechanical traits when studying the tropical rain forest, characterized by a wide diversity of big and long-living plants, with a careful analysis of which combinations of wood and morphological traits are relevant to define performance or risk traits.

3.5 Supplementary material

3.5.1. Appendix A: Detailed computation of buckling risk factor

According to Greenhill (1881) and transformed by Jaouen et al. (2007), the critical buckling height H_{cr} (meters) of a tree can be computed by:

$$H_{cr} = \frac{1}{2\pi^{1/4}g^{1/4}} E^{1/4} \left(c(|m-4n+2|)(2n+1) \right)^{1/2} \left(\frac{M_{tot}}{V} \right)^{-1/4} V^{1/4} = 0.21 E^{1/4} F^{1/2} L^{-1/4} V^{1/4} \quad (1)$$

where:

- g the gravitational acceleration (9.81 m s^{-2})
- E (Pa) is the wood modulus of elasticity
- F is a form factor that depends on allometric exponents referred to as n and m : n defines the way diameter changes along the trunk (*i.e.* stem taper); m defines the distribution of biomass within the tree. n and m are computed by:

$$r(z) = r_0 \left(\frac{H-z}{H} \right)^n \quad (2) \quad \text{and} \quad M(z) = M_{tot} \left(\frac{H-z}{H} \right)^m \quad (3)$$

where z is a height along the trunk, and M_{tot} the total biomass of the tree (trunk, branches and leaves). c is a function of n and m , namely the first root of the Bessel function J_v defined by n and m .

- L (kg m^{-3}) is the structural load defined as the ratio of tree fresh biomass M_{tot} to trunk volume

- V (m^3) is the volume of the trunk, computed as:

$$V(z) = \int_z^H \pi r(z)^2 dz \quad (4)$$

which, using Eq. (2), gives:

$$V(z) = \frac{\pi r_0^2 (H-z)^{2n+1}}{(2n+1)H^{2n}} \quad (5)$$

On the basis of Eq. (5), the total volume is given by:

$$V(0) = V = \frac{\pi r_0^2 H}{2n+1} = \frac{\pi D_0^2 H}{4(2n+1)} \quad (6)$$

The buckling risk factor is the ratio of actual tree height to its critical buckling height. Using Eq. (6) and Eq. (1) gives:

$$RF = \frac{H}{H_{cr}} = kE^{-1/4} \left(c(|m-4n+2|)(2n+1)^{1/2} \right)^{-1/2} \left(\frac{M_{tot}}{V} \right)^{1/4} \left(\frac{H^3}{D_0^2} \right)^{1/4} = kE^{-1/4} F'^{-1/2} L^{1/4} S^{1/4}$$

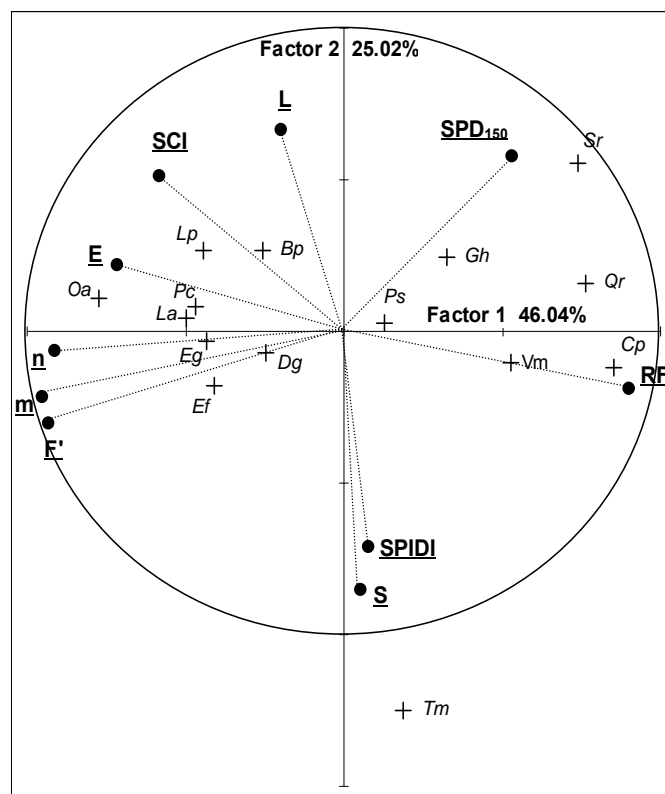
With $k = 2^{3/2} g^{1/4} = 5.006 \approx 5$

3.5.2. Appendix B: Correlation matrix between sapling buckling risk and its components

	RF	E	F'	n	m	L	S
RF		p<0.01	p<0.01	p<0.01	p<0.01	ns	ns
E	-0.700		p<0.05	p<0.05	p<0.05	ns	ns
F'	-0.736	0.632		p<0.01	p<0.01	ns	ns
n	-0.775	0.564	0.793		p<0.01	ns	ns
m	-0.771	0.582	0.850	0.979		ns	ns
L	-0.193	0.389	0.121	0.179	0.161		ns
S	0.389	0.132	0.036	-0.114	-0.043	-0.171	

Correlation matrix of the specific buckling risk components and the risk factor RF itself (E =wood modulus of elasticity, F' =form factor, n =taper parameter, m =biomass distribution parameter, L =structural load and S =stem slenderness). The upper right part of the matrix gives the p-values of each correlation (ns=non significant); the lower left part gives the Spearman correlation coefficients R . Shaded boxes represent significant correlations.

3.5.3. Appendix C. Principal Component Analysis of species traits concerning buckling risk and shade tolerance



Principal component analysis (PCA) of the species traits: risk factor (*RF*), wood stiffness (*E*), structural load (*L*), form factor (*F'*), stem slenderness (*S*), taper parameter (*n*), biomass distribution parameter (*m*), shade tolerance (*SCI*) and plasticity of the risk factor regarding disturbance (*SPIDI*) and ontogeny (*SPD₁₅₀*). The species are projected on the same plane.

4. CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans ce chapitre, outre la mise au point d'une méthode de détermination du degré individuel de risque vis-à-vis de la stabilité élastique applicable à grande échelle car quasi-exempte de mesures destructives, nous avons montré que la diversité interspécifique de stabilité est liée principalement à deux traits : la qualité du bois et la forme des individus. La gamme importante de valeurs de risque trouvées indique bien que ce trait synthétique (syndrome de traits) correspond à une fonction déterminante de ce stade de développement.

L'augmentation du risque de flambement avec le besoin de lumière repose sur un trade-off entre les deux traits identifiés comme les plus interspécifiquement variables: les espèces les plus intolérantes à l'ombre ont des bois plus élastiques mais également des élancements plus forts avec un centre de gravité plus élevé. L'urgence, pour ces espèces, de rejoindre des strates supérieures du couvert, donc des niveaux de lumière plus forts, se traduit par un fort

investissement de biomasse dans l'allongement et donc un faible investissement dans la qualité du bois et l'épaisseur des axes. Effectivement, leurs plasticités ontogénique et environnementale reposent sur la modulation de leur élancement. Ces résultats rejoignent donc le trade-off caractéristique de la tolérance à l'ombre : croissance/survie.

Enfin, dans ce chapitre, une espèce s'est révélée comme ayant un comportement original : *Tachigali melinonii*. Son comportement se rapproche de celui des lianes dans le sens que son risque de flambement augmente avec la perturbation de son environnement immédiat plutôt qu'ontogéniquement.

L'étude détaillée de la réalisation de la fonction de soutien, grâce à une modélisation biomécanique plus complète que les formules classiquement appliquées, a donc permis d'identifier les traits biomécaniques pertinents pour analyser les comportements spécifiques et leur plasticité. L'affinité, durant le stade juvénile, des espèces intolérantes à l'ombre pour le risque rejoint les tempéraments définis par Oldeman et van Dijk (1991). Nos résultats montrent par ailleurs une proportion non négligeable d'arbres ayant dépassé leur limite de flambement. Le dépassement ou du moins la proximité de cette limite représente donc un risque fort pour les espèces concernées mais il est envisageable que cette prise de risque ne soit pas totalement « déraisonnée ». Ainsi un trade-off entre forte prise de risque vis-à-vis du flambement et fortes performances de corrections de l'orientation de croissance est envisagé. Les fréquentes perturbations du sous-bois par les chutes de débris, d'arbres entiers, les passages d'animaux, la pluie ou les vents légers entraîneraient inévitablement de nombreuses pertes d'équilibre des juvéniles voire des ruines, ce qui n'est que rarement observé. Il est donc envisagé que la prise de risque soit « calculée » *i.e.* compensée par des capacités de récupération et réorientation importantes par le biais du processus gravitropique. Cette analyse fait l'objet du chapitre suivant.

Chapitre III

Chapitre III : Diversité des performances gravitropiques à l'échelle d'une communauté, intégration dans la notion de stratégies biomécaniques

1. INTRODUCTION GENERALE

Dans le précédent chapitre, nous avons montré que le risque de flambement est d'autant plus fort que les jeunes arbres appartiennent à des espèces à forts besoins en lumière. Grandir en limite de flambement suppose que de faibles perturbations peuvent provoquer un déséquilibre de l'arbre et ainsi l'écarter de la verticalité qui est sa position de consigne (Digby & Firn 1995). Etre capable de se réorienter dans le champ de gravité et de récupérer une direction de croissance verticale est donc très important et d'autant plus pour les espèces les plus susceptibles de s'en écarter. Ce moteur n'est jamais considéré dans les études d'écologie. Nous avons donc fait l'hypothèse qu'une stratégie de croissance impliquant un fort risque de flambement devait aussi inclure de fortes performances gravitropiques. Ce chapitre vise donc à tester cette hypothèse.

Les capacités fonctionnelles des espèces pour un processus donné sont mesurées en conditions contrôlées mais les performances dans un contexte donné doivent être mesurées en conditions naturelles. Dans le but d'intégrer le gravitropisme aux études écologiques à grande échelle, une méthode a été mise au point afin de déterminer la performance du moteur gravitropique au niveau spécifique, à partir d'un jeu de mesures simples basées sur l'observation des inclinaisons en conditions naturelles. Cette méthode a été appliquée à l'échantillon central de cette thèse. La méthodologie et les résultats, ainsi que leur confrontation aux résultats obtenus dans le précédent chapitre, font l'objet d'une publication à soumettre à Plant Science ou Ecology et constituant la majeure partie de ce chapitre. La seconde partie concerne une étude menée sur un sous-échantillon des mêmes arbres, suivis sur une période de deux ans, dans le but d'observer en parallèle leur croissance et leur réaction gravitropique à travers l'évolution de leur position. Comme le montre la modélisation du redressement des axes ligneux proposée initialement par Fournier et al. (1994; 2006), la réorientation est liée à la croissance radiale. Ce lien est recherché dans les mesures faites sur ces arbres. L'observation des variations d'inclinaison sur 2 ans va permettre de définir un

indicateur très simple de « perturbabilité-réactivité » discriminant les espèces. Ce trait sera comparé aux précédents et confortera les hypothèses sur les stratégies de croissance.

2. A NEW BIOMECHANICAL APPROACH FOR PLANT COMMUNITY STUDIES BASED ON BOTH PERFORMANCE AND SAFETY

2.1 Introduction

Within the wide context of the biodiversity studies and, more precisely, of the way many species coexist at the same place, it appears that species follow different strategies according to their ecological preferences (Grime 2001; Aarssen *et al.* 2006). In a dense forest, one of the challenges for trees is to grow vertically ie to progress towards adapted light levels, keeping both an acceptable construction cost and a large enough safety margin for buckling (collapse due to the own-weight) (Falster 2003). This margin is a biomechanical trait frequently assimilated to a survival trait by ecologists (King 1981; Niklas 1992; Kennard 1998) as this margin depends on wood density, which is negatively linked with tree growth rate and shade-intolerance (Suzuki 1999; Woodcock & Shier 2003; Muller-Landau 2004). Such considerations make the ecologists assimilate biomechanics to the way to define safety margins. To define these margins, morphological (mechanical design ie height/diameter relationships) and anatomical (wood stiffness, wood density) traits are used as well as their relationships. But biomechanics is not only a way to position individuals along a safety gradient but also a way to study how plants perceive and react to their environment. Actually, trees, as well as all the other plants, perceive and react to environmental stimuli as gravity (Sack 1991), light distribution (Langham 1941) and to mechanical stimulations such as contact with their neighbourhood (Holbrook & Putz 1989; Anten *et al.* 2005). Those reactions are referred to as, respectively, gravitropism, phototropism and thigmomorphogenesis. As these processes have important consequences on growth cost and design and may differ in process and performance among species, they may be integrated in ecological studies.

Gravitropism, already highlighted by Darwin (1881), is a major process in vertical growth as it allows the positioning of plant in the gravity field and thus, for trees, it takes part in the light foraging strategies. Without any gravitropism, trees will undeniably fall on the ground due to their supported load, which moreover increases with growth. For lignified stems, gravitropism is accomplished through differentiation of reaction wood (Scurfield 1967), sometimes accompanied by eccentric radial growth (Fisher 1975), both leading to an asymmetry of properties around the trunk inducing a reorientation. Some differences among

species in gravitropic reaction have already been observed at seedling stage (King 2001) and, as the reaction wood differ among species (Fisher & Stevenson 1981; Clair *et al.* 2006), it is conceivable that the reaction may also differ at older stage in a tree life. To study the diversity of gravitropic performances, we use tropical rain forest saplings as this stage is widely concerned by high disturbance rate due to forest density and falling debris (Clark & Clark 1992) and as it is a particular growth phase where reaching light is an emergency (King 1990; Kohyama 1991; King 1994). Saplings life is a deal between reaching better light levels adapted to their light-demand and doing this using the poor understorey light resources and thus a few amount of biomass. This stage is thus a critical one as it has been shown that the already described safety margin is at its lower level during this phase (King 1990; Bongers & Sterck 1998; Sterck & Bongers 1998; Jaouen *et al.* 2007?). The combination of frequent disturbances and low safety margin makes it expectable that the verticality of saplings is disturbed and then makes this stage a good one to observe contrasted strategies and gravitropic performances.

Most of the gravitropic studies are made by physiologists in order to understand the process (Blancaflor *et al.* 1999; Andersson-Gunneras *et al.* 2003) and thus involve complex laboratory material (genetic engineering (Firn *et al.* 2000), 3D-modelisation (Coutand *et al.* 2007), anatomical studies (Ruelle *et al.* 2006)). To manage gravitropic studies in the field, it is necessary to define soft traits *sensu* Hodgson *et al.* (1999) *i.e.* easily measurable among wide samples of saplings under natural conditions and allowing an accurate estimation of the corresponding hard trait. Actually, in the field, the observed disturbance, ie the lean of trees (Wilson & Gartner 1996), is the result of the effective disturbance of verticality added to the gravitropic reaction result. Also it is necessary to be able to determine independently firstly the theoretical disturbance a tree will undergo due to its biomass increase through ontogeny if there is no reorientation process and, secondly, the gravitropic reaction. This reaction will be considered here as the difference between the theoretical disturbance and the observed one.

In this work, using beam theory, allometric relationships and ecological traits, we propose for the first time a method to estimate gravitropic performances on wide samples using tropical saplings belonging to 16 species with contrasted ecological preferences. The traits defined and used in the present study are compared with biomechanical traits already known and used in ecological studies as the buckling risk factor (van Gelder *et al.* 2006; Jaouen *et al.* 2007?). The results are discussed in the scope of traits trade-offs and species biomechanical strategies and also on the impacts biomechanical tools may have on ecological studies, other than only studying survival.

2.2 Material and methods

2.2.1. Study site

This study took place at the Paracou Experimental Research Station (5°18' N, 52°23' W) in the coastal region of French Guiana. The station was established in 1982 and divided into 9-ha forest plots. Two of these plots are used in this study. The first one is an undisturbed reference plot (plot 11) and the second (plot 12) has undergone the most extensive silvicultural treatment (selective logging and poison girdling of big non-commercial trees) applied at the station (see Gourlet-Fleury et al. (2004) for details). Logging is responsible for the initial disturbance and took place between 1984 and 1986. Within each plot, all of the trees with a diameter at breast height (*dbh*) > 10 cm are identified and georeferenced and their *dbh* are measured every two years. Over the twenty last years, the total basal area was constant in the reference plot and increased in the disturbed plot as a result of the extensive losses resulting from the treatments. Those two plots thus provide a gradient of disturbance for our study. Our measurements were made during the first half of 2004, about 20 years after the silvicultural treatments.

2.2.2. Plant material and measurements

The 1370 saplings used in our study are a sub-sample of those botanically identified and georeferenced at the station during a previous study done by Flores (2005). The chosen species are among the most numerous at the station (Morneau 2007) and are distributed along the gradient of shade tolerance from understory species to long-lived heliophilics (not including the strict pioneers that are no longer present at the sapling stage at the station). About 50 saplings of each species are measured in each plot (Table 2.1). The number of saplings for two of the species is lower than for the other species. *Carapa procera* has regeneration difficulties in the plots related to its heliophilic character, although it represents an important part of the mature tree community. *Sextonia rubra* generally has less saplings of this size throughout the station (Gourlet-Fleury 2000) and, moreover, is often found with a broken crown.

For each sapling, full height H and the diameter 1.50 m above ground (D_{150}) are measured. The diameter at breast height ranges between 1 and 7 cm and the height is of at least 2.5 m. The distribution of saplings according to their *dbh* is consistent with that described by Flores (2005), who considered all existing saplings of the chosen species. Our sample is then representative of the sapling population of this range of size. Consistent with many studies in tropical forestry (Sterck & Bongers 1998; de Graaf *et al.* 1999; Gourlet-Fleury *et al.* 2005),

we use, for practical reasons, the diameter D_{150} (and not stem height or volume) to sample with respect to tree size. To characterize the disturbance of vertical growth, five measurements of lean (*i.e.* of the angle between the stem and the vertical direction in the horizontal azimuth direction where it is maximal) are made, 50 cm apart, from the stem base up to 2m. An electronic inclinometer ACUMAR (ACU 360, USA) is used. Each of those lean azimuths is positioned on a trigonometric circle divided in height equal parts of $\pi/4$ radians; the position 0 corresponds to the orientation of the stem base lean (Figure 2.1.A).

To determine the global lean (GL) of each stem, a method close to that proposed by Sierra-de-Grado et al. (1997) and based on principal component analysis (PCA) is used. The measured part of each stem is represented by a discrete series of five points corresponding each to the base of one of the measured segments (Figure 2.1.A). Using leans measurements and their orientations, the spatial coordinates of each of these points are calculated and, then, used to find the best projection of the stem with the PCA . Global lean is the angle between the first PCA axis and the vertical axis, used as a reference. It represents the mean direction of the stem with respect to the vertical direction. Finally the global curvature C_m is computed as the difference of lean between both extreme segments divided by the length of the measured part of the stem ($C_m = (L_{base} - L_{200})/2$). Thus a positive C_m means that the sapling has its high part less tilted than its base and is curved towards the vertical axis.

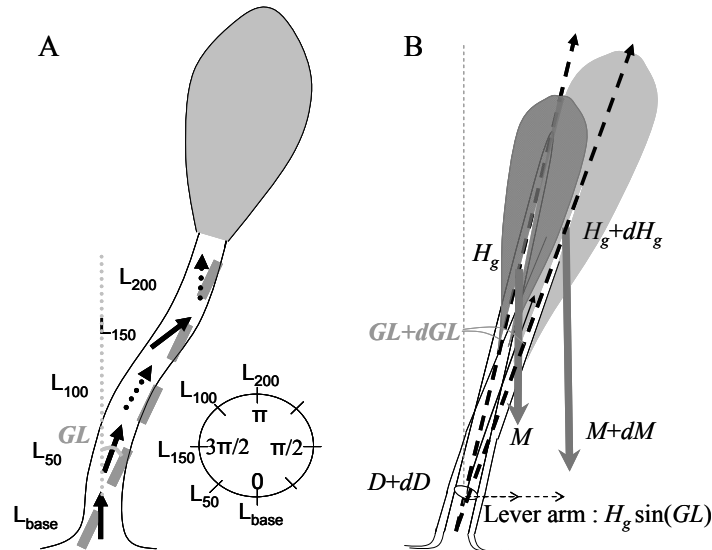


Figure 2.1. A. Determination of stem orientation: the maximum lean (black arrows) is measured for each 50 cm-long segment. The dotted arrows represent the hidden face of the stem. On the right, the circle used to determine the relative position of the different leans (azimuth). The dotted grey line represents the axis giving the Global Lean GL with respect to vertical direction. B. Theoretical evolution of tree lean due to biomass increase during growth.

Through time, tree height and biomass increase. Without any gravitropic reaction, the global lean should increase in proportion of the product of the lever arm by the whole biomass increase.

2.2.3. Saplings mechanical risk

In order to classify species according to their mechanical disturbance *i.e.* how gravity would disturb mechanical stability and vertical growth, two indices are used. The first one is the buckling risk factor *RF* widely discussed in Jaouen et al. (2007) and Jaouen et al. (2007?). *RF* is the inverse of the safety factor usually discussed by several previous authors (from Greenhill (1881) to Van Gelder (2006). When its *RF* is equal to or higher than 1, the sapling has reached its buckling limit and is no more self-supporting. This index is calculated for each sapling from the contribution of different components and therefore it is the expression of association or trade-off between several wood or morphological traits. These different traits (see (Jaouen et al. 2007) for all details of calculation and values determination) are summarized in Table 2.1: *E* (Pa) is the wood stiffness (wood modulus of elasticity); *n* represents the stem taper (*n*=0: the trunk is a cylinder, *n*=1: it is a cone); *m* is the whole biomass distribution parameter (*m*=1: the biomass (trunk, branches and leaves) is uniformly distributed all along the stem, *m*<1: the biomass is concentrated near the top and *m*>1: the biomass is located near the base); *L* (kg.m⁻³) is the structural load *i.e.* the ratio between whole sapling biomass and trunk volume; *S* (m) is the stem slenderness *i.e.* the ratio between *H*³ and *D*_{base}².

Table 2.1. Description of the sample used in this study and of the species mechanical and ecological traits.

code	species	botanical family	H (m)	D ₁₅₀ (cm)	N
<i>Bp</i>	<i>Bocoa prouacensis</i> (Aubl.)	Caesalpiniaceae	5.0±2.5 a, b, c, d	2.5±1.2 a, b	88
<i>Cp</i>	<i>Carapa procera</i> (A. DC.)	Meliaceae	6.2±2.2 d	3.5±1.3 c	64
<i>Dg</i>	<i>Dicorynia guianensis</i> (Amsh.)	Caesalpiniaceae	5.0±2.0 a, b, c, d	2.6±1.4 a, b	90
<i>Ef</i>	<i>Eperua falcata</i> (Aubl.)	Caesalpiniaceae	5.2±2.2 a, b, c, d	2.8±1.3 a, b, c	94
<i>Eg</i>	<i>Eperua grandiflora</i> ((Aubl.) Benth.)	Caesalpiniaceae	5.2±2.4 a, b, c, d	2.4±1.3 a, b	94
<i>Gg</i>	<i>Goupia glabra</i> (Aubl.)	Celastraceae	5.5±2.2 b, c, d	3.0±1.5 b, c	88
<i>Gh</i>	<i>Gustavia hexapetala</i> ((Aubl.) J.E. Smith)	Lecythidaceae	4.4±1.8 a, b	2.6±1.2 a, b	82
<i>La</i>	<i>Licania alba</i> ((Bernoulli) Cuatrec.)	Chrysobalanaceae	4.4±1.9 a, b	2.2±1.1 a	90
<i>Lp</i>	<i>Lecythis persistens</i> (Sagot)	Lecythidaceae	4.7±2.2 a, b, c	2.5±1.3 a, b	92
<i>Oa</i>	<i>Oxandra asbeckii</i> ((Pulle) R.E. Fries)	Annonaceae	5.3±1.8 a, b, c, d	2.7±1.3 a, b, c	88
<i>Pc</i>	<i>Pradosia cochlearia</i> ((Lecomte) Pennington)	Sapotaceae	5.0±2.0 a, b, c, d	2.7±1.2 a, b, c	89
<i>Ps</i>	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> (Miers ex Benth)	Elaeocarpaceae	4.7±1.9 a, b, c	2.1±1.0 a	88
<i>Qr</i>	<i>Qualea rosea</i> (Aubl.)	Vochysiaceae	5.2±2.5 a, b, c, d	2.6±1.3 a, b	113
<i>Sr</i>	<i>Sextonia rubra</i> ((Mez) van der Werff)	Lauraceae	3.7±1.2 a	2.2±0.8 a, b	42
<i>Tm</i>	<i>Tachigali melinonii</i> ((Harms) Barneby)	Caesalpiniaceae	5.7±2.6 c, d	2.4±1.3 a, b	76
<i>Vm</i>	<i>Virola michelii</i> (Heckel)	Myristicaceae	5.4±2.5 b, c, d	2.6±1.4 a, b	92

Table 2.1 continued.

code	E (GPa)	n	m	L	S	RF	SCI (cm ² .m ⁻²)	GL (°)	C_m (m ⁻¹)	α_M	β_M	α_H	β_H	K_{sp}	γ
<i>Bp</i>	15.7	0.60	1.59	1418	101	0.577	27.58	4.34	0.020	5078	2.07	162	0.95	0.012	-1.984
<i>Cp</i>	9.1	0.38	0.75	1141	93	0.832	24.72	4.13	0.043	16773	2.45	184	1.02	0.136	-1.531
<i>Dg</i>	11.2	0.63	1.61	1177	77	0.602	26.88	3.42	0.010	23301	2.53	96	0.81	0.051	-1.660
<i>Ef</i>	11.4	0.77	1.85	1092	75	0.556	27.05	4.44	0.007	13960	2.39	105	0.84	0.029	-1.771
<i>Eg</i>	12.8	0.74	1.70	1205	128	0.611	30.45	3.46	0.021	12605	2.32	133	0.87	0.031	-1.815
<i>Gg</i>	13.0	0.54	1.76	1157	221	0.568	na	4.35	-0.003	73197	2.68	100	0.82	0.142	-1.495
<i>Gh</i>	10.1	0.56	1.14	1589	57	0.685	26.19	3.60	-0.003	971	1.65	94	0.83	0.002	-2.520
<i>La</i>	16.3	0.67	1.65	1458	94	0.536	26.14	4.21	0.032	34292	2.56	133	0.89	0.073	-1.548
<i>Lp</i>	12.5	0.73	1.74	1664	91	0.607	28.24	3.18	0.000	22779	2.42	124	0.88	0.054	-1.693
<i>Oa</i>	14.2	0.76	1.98	1597	107	0.565	29.19	3.42	0.018	23900	2.43	78	0.75	0.028	-1.824
<i>Pc</i>	11.7	0.76	1.85	1581	81	0.585	28.00	4.06	0.031	19541	2.38	113	0.87	0.043	-1.749
<i>Ps</i>	13.7	0.42	1.05	1361	116	0.714	29.05	3.49	0.018	26828	2.49	128	0.86	0.082	-1.648
<i>Qr</i>	11.1	0.45	0.79	1595	133	0.860	25.23	3.48	0.033	19166	2.42	189	0.98	0.124	-1.604
<i>Sr</i>	8.5	0.30	0.63	1438	39	0.684	27.84	4.44	0.024	8684	2.26	93	0.84	0.036	-1.897
<i>Tm</i>	9.5	0.53	1.55	1040	255	0.735	23.78	4.54	0.014	26111	2.52	169	0.91	0.125	-1.569
<i>Vm</i>	7.7	0.50	1.16	1126	127	0.795	25.38	3.74	0.023	11225	2.34	117	0.84	0.050	-1.819

Notes: height H (m) and diameter D_{150} (cm) are given as mean \pm standard deviation (letters give the homogeneous groups ($p < 0.05$)); N is the sample size; E (wood stiffness, GPa), n (stem taper), m (biomass distribution), L (structural load, kg.m⁻³), S (stem slenderness, 10³m), RF (buckling risk factor); SCI (spatial competition index, cm².m⁻²); GL is the median values of species global lean and C_m , the median value of mean curvature; α_i and β_i are the parameters of the specific allometries linking saplings whole biomass or H to D_{150} ; K_{sp} and γ are synthetic traits defined in Eq. (6) (see text for details).

In mechanical engineering, diagnosis of vertical column mechanical stability requires to study not only the buckling limit - *i.e.* the maximal weight a tree can support without dramatically non linear bending - but also the post-buckling behavior – *i.e.* the exact bent shape and the related mechanical stresses tree will experiment when it has overpassed the limit (Lee Oh (2000) gives a recent example of the complete solving of the problem for vertical columns). Actually, the buckling risk factor is a theoretical estimation of how far the tree is from the not self supporting habit but it does not say anything about its more or less bent shape. The non linear calculation of the bent shape is called the “elastica” problem (See Niklas (1992) for a complete discussion adapted to plants). As it requires numerical calculations and delivers complex results (non linear relations between applied supported loads and resulting shape or stresses), it is not practical to define traits for ecological studies, *i.e.* variables that can be measured on wide samples of individuals and species. However, the great interest of this approach is to analyze a real mechanical disturbance, and not only a very global distance between a theoretical limit and the actual height or weight. For example, although the lean or more generally the not straight and vertical shape of trunks are obviously involved in the

mechanical stability of the plant, buckling limit calculations never consider this initial disturbance of geotropic growth as they are second order parameters in the limit appraisal. So here, we will propose a mechanical index to estimate the importance of the initial lean or asymmetry of supported weights in the mechanical stability. Thus we put our interest on the disturbance rate of tree verticality due to mass increase, that formalizes the following intuitive ideas: lean is a greater constraint when the bending moment *i.e.* the product of the supported mass by the lever arm (see Figure 2.1.B) and the slenderness (ratio of a power of H to a power of D) are higher and the wood is less stiff. Fournier et al. (2006) propose Eq. (1) to compute this index:

$$\frac{dC_g}{dD} = \frac{g}{EI} \frac{d(MH_g \sin GL)}{dD} \quad (1)$$

where dC_g (m^{-1}) is the curvature physically induced by weight increase during growth from D to $D+dD$ (m); E (Pa) the wood modulus of elasticity; I (m^4) the second moment of area of the cross section given by $I = \frac{\pi D^4}{64}$; g the gravitational acceleration (9.81 N.kg^{-1}); $d(MH_g \sin GL)$ the flexural moment induced by biomass increase with dM (kg) the increase of biomass corresponding to dD ; H_g (m) the height of the centre of mass above the considered cross section and GL (radians) the global lean of the tree.

Mechanically, this formula assumes a linear relationship between the increase of bending moment due to growth (ie the mechanical constraint) and the increase of bending (ie curvature and lean). This assumption is rigorous if i) the increment of growth is small, ii) the tree is far enough from its buckling limit, otherwise disturbance should be under-estimated. We use this basic formula to estimate what the increase of lean during growth would be if trees were passive structures without gravitropic reactions. Using allometric relationships for each species, we investigate how this theoretical increase of lean scales with diameter growth and how it differs among species.

The height H_g of the centre of mass depends on H (tree actual height) and m , the parameter defining biomass distribution all along the stem by:

$$M(z) = M_{tot} \cdot \left(\frac{H-z}{H} \right)^m \quad (2)$$

$M(z)$ (kg) is the biomass (trunk, branches and leaves) supported above a level z of the stem and M_{tot} (kg) is the whole biomass of the tree.

H_g is then the height such that:

$$H_g \cdot M_{tot} = \int_0^H z \cdot dM(z) \text{ so } H_g = \frac{H}{m+1} \quad (3)$$

Weight and slenderness allometries ($X = \alpha_i D^{\beta_i}$, X is respectively M_{tot} or H) are determined applying an orthogonal distance regression method on log-transformed data in order to take into account measurements errors and to accurately determine slopes (Warton et al. 2006) (mean determination coefficients for the whole sample are, respectively, $0.96 \pm 0.04SD$ and $0.76 \pm 0.06SD$). The parameters α_H and β_H are determined with the saplings used in this study, but α_M and β_M are determined using an other saplings sample constituted of the same species and found at the same station. This sample and the measurements done on it are widely described by Jaouen et al. (2007). The parameter α_M represents the ratio of biomass to diameter and is thus comparable to a density. The parameter α_H , representing the ratio of height to diameter, is a kind of slenderness. Using these allometries and Eq.(3), Eq. (1) becomes:

$$\frac{dC_g}{dD} = \frac{64g}{E\pi D^4} \frac{d\left(\alpha_M D^{\beta_M} \frac{\alpha_H D^{\beta_H}}{m+1} \sin GL\right)}{dD} = \frac{64g\alpha_M\alpha_H}{E\pi(m+1)} \frac{d(D^{\beta_M+\beta_H} \sin GL)}{D^4 dD} \quad (4)$$

Then:

$$\frac{dC_g}{dD} = \frac{64g\alpha_M\alpha_H}{E\pi(m+1)} \left(\frac{D^{\beta_M+\beta_H-4} \cos GL dGL}{dD} + (\beta_M + \beta_H) D^{\beta_M+\beta_H-5} \sin GL \right) \quad (5)$$

Notice that if the control of lean results in a low size-dependence of dGL/dD , Eq. (5) can be written as:

$$\frac{dC_g}{dD} = \frac{64g\alpha_M\alpha_H}{E\pi(m+1)} (\beta_M + \beta_H) D^{\beta_M+\beta_H-5} \sin GL = K_{sp} D^\gamma \sin GL \quad (6)$$

where: $K_{sp} = \frac{64g\alpha_M\alpha_H(\beta_M + \beta_H)}{E\pi(m+1)}$ and $\gamma = \beta_M + \beta_H - 5$

Eq. (6) characterizes the disturbance rate *i.e.* the curvature variation with diameter growth as the product of a parameter K_{sp} (that integrates specific allometric parameters and wood stiffness) by a size parameter *i.e.* the exponent γ , and by the observed disturbance $\sin GL$. K_{sp} and γ will be analysed as specific traits that characterize the disturbance rate. Moreover, Eq. (6) will be used to compute the theoretical lean variation dGL with growth in size, under the assumption of no gravitropic control. Saplings are assumed as beams with a perfectly embedded base. This assumption is always implicitly done in the computation of safety factors (Spatz & Br uchert 2000; James *et al.* 2006) and supported by very scarce uprooting in saplings (Turner 2001). However, the stiffness of anchorage should be about 10% of the total

stem stiffness (Sellier 2004) and therefore we must keep in mind that, by neglecting rotation at the anchorage, our estimation underestimates the real lean. Then, the lean of the radially growing woody stem base is the result of the curvature increase dC_g induced by additional weights. By definition, a curvature is the ratio of lean variations along a segment divided by the length s of this segment. As we estimate a fitted mean global lean GL on a basal segment of $s=2m$, a variation of curvature dC_g provokes a variation of observed lean $dGL= dC_g.s/2$. Therefore, dGL (radians) can be confounded with dC_g (m^{-1}) and from Eq. (5), GL is given by:

$$dGL = \frac{64g\alpha_M\alpha_H(\beta_M + \beta_H)D^\gamma \sin GL}{E\pi(m+1) - 64g\alpha_M\alpha_H D^{\gamma+1} \cos GL} dD \quad (7)$$

Both formulas used to modelise theoretical evolution of curvature and lean (respectively Eq. (6) and (7)), with respect to saplings growth, contain a size effect with particular exponents (γ and $\gamma+1$), which depends directly on the allometric values β_M and β_H (Table 2.1). The effect of sapling lean is positive as it appears in formulas as sinus or tangent which both increase between 0 and 90° (the range of possible saplings lean). The third factor K_{sp} is a combination of the basic specific traits α_i, β_i, E and m .

Choosing initial conditions for D and GL , it is thus possible to solve Eq. (7) and compute the theoretical evolution of GL with D . This will be done numerically by iterating Eq. (7) with a finite dD in the diameter range corresponding to our sample, ie $1 < D < 7$ cm, to simulate the theoretical increase of lean with growth from the initial small disturbance. Notice that initial conditions have to be different from zero because, on the one hand, an initial disturbance is necessary to make the tree sagging and, on the other, the values of exponents β_M and β_H makes $D=0$ a singular point. For each species, we use a small disturbance observed on the smallest trees (ie the 10th percentile of the measured GL of saplings for which $D_{150} < 2$ cm) as initial conditions. Choosing a different initial GL for each species is justified by different habits among species, this 10th percentile lying between 0.8° for *O. asbeckii* and 3.1° for *C. procera*. Without any gravitropic reactions, the observed leans should increase in a similar way than the theoretical one. If not, the greatest is the distance between the theoretical curve and the mean observed lean, in the highest diameter classes, the highest the gravitropic reaction should have been. Thus a specific trait, the estimated Gravitropic Performance (GR_P) at the standard diameter $D=5$ cm, is designed as the difference between the theoretical lean value for $D=5$ cm and the mean value of the observed GL for saplings with $4 < D < 6$ cm for each species.

2.2.4. Description of the environment

Several authors (Clark & Clark 1992; Gourlet-Fleury 1998; Moravie *et al.* 1999; Mailly *et al.* 2003) proposed competition indices in order to model the growth of trees according to their environment and neighbourhood. Indices predicting tree growth often depend on a quantification of the surrounding trees through basal area or crown size. We used a static competition index (*SCI*) determined by Gourlet-Fleury (1998) at the same site. It is computed as the total basal area in a 10-m radius circular zone surrounding each sapling the year before our measurements. This computation is done using the Paracou tree database (Gourlet-Fleury *et al.* 2004) provided by CIRAD-Forêt, and containing georeferenced data of all trees with *dbh* > 10 cm. All the chosen species are well represented at the adult stage in the forest plots (Morneau 2007), so that the production of seedlings and saplings is not a limiting factor. We can thus assume that the average environments described by our index result from selective mortality among saplings, linked to competition tolerance. We will therefore define ecological preference traits as the average environment where the saplings of each species are found.

2.3 Results

2.3.1. Verticality and curvature differ among species

The main part of the 1370 saplings (62.4%) has a lean of less than 5 degrees from vertical axis. Other saplings have leans comprised between 5 and 70 degrees with decreasing proportions with increasing lean. Species median global lean and curvature tend to decrease with increasing shade tolerance (Figure 2.2.A and B). Except for one species (*G. hexapetala*), the global curvature is positive which means that saplings are more frequently curved towards the upside.

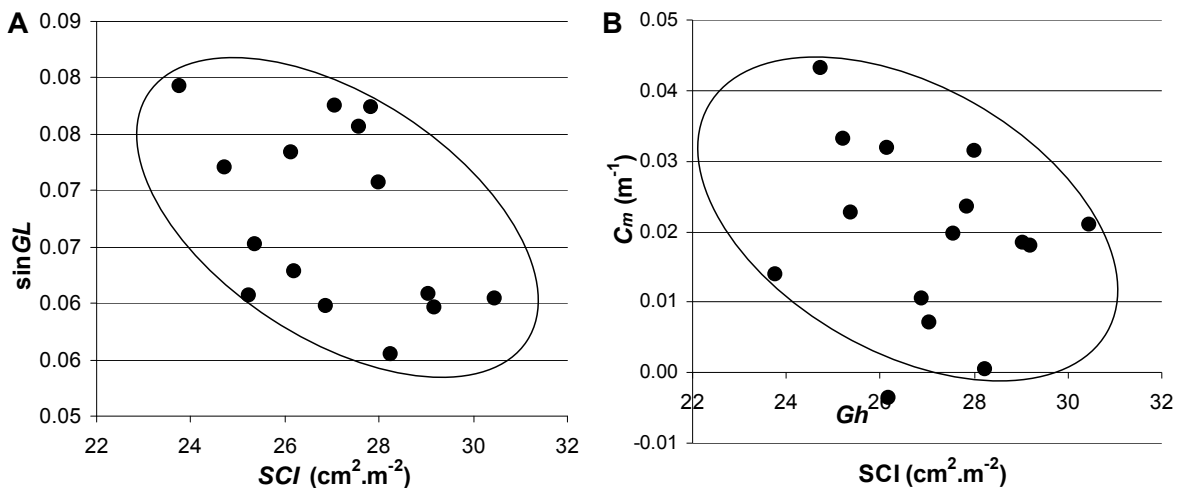


Figure 2.2. Species-specific stem conformation with regard to species ecological preferences: sinus of the global lean median values ($\sin GL$) (A) and global curvature median values (C_m) (B) versus the spatial competition index SCI .

2.3.2. Saplings react against gravity with great differences of gravitropic performances among species

The theoretical evolution of saplings global lean through ontogeny is computed at the specific level and compared with the observed values (Figure 2.3). For all the species together (Figure 2.3.A), it appears that the observed leans tend to decrease with increasing diameter contrary to the theoretical predictions. Species have different behaviours concerning reaction against gravity (Figure 2.3.B, C and D). Some species poorly react as *O. asbeckii*. On the opposite, some species react more as *P. cochlearia* or are clearly far from the theoretical predictions indicating a high gravitropic reaction trend as *V. michelii*.

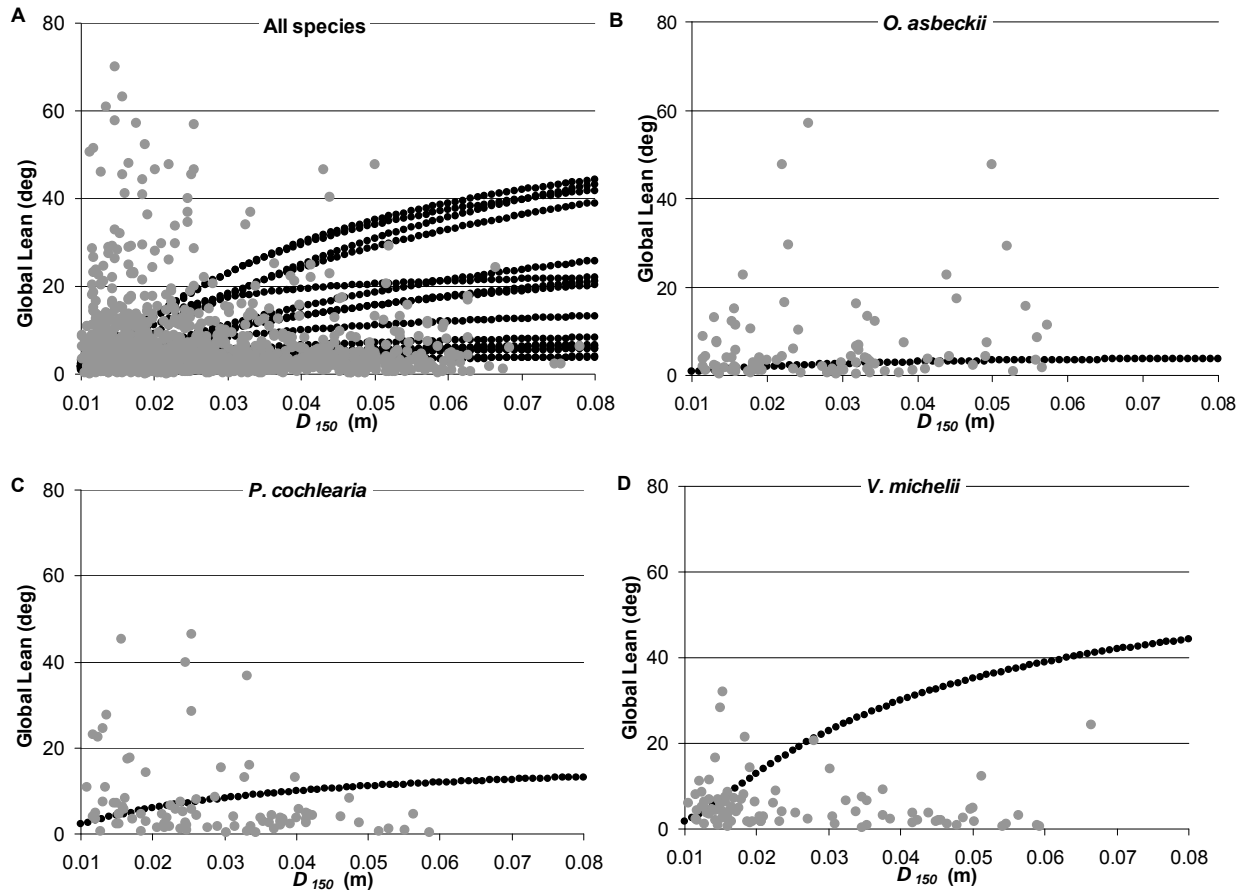


Figure 2.3. Theoretical leans under assumption of no gravitropic control (black points) and observed global lean through ontogeny (grey points) for A) all the species (theoretical curved are species-specific), B) *O. asbeckii*, C) *P. cochlearia* and D) *V. michelii*. The three species are chosen to illustrate the diversity of gravitropic performances observed in our sample.

Looking at the links between species estimated gravitropic reaction performances and stem conformations, it appears that no significant relationships exist between GR_P and species median global lean but the species with the highest GR_P have also the most positively curved stems ($R_{Spearman}=0.477$, $p=0.085$, excluding two outlier species *L. alba* and *O. asbeckii*).

2.3.3. Basic and synthetic parameters are species-specific or not

The basic specific traits are the allometric parameters of the relationships linking saplings height and biomass to their diameter. The exponents β_M and β_H (Table 2.1) poorly vary among species with means and standard deviations of respectively 2.37 ± 0.24 and 0.87 ± 0.07 and then coefficients of variation (cv) of 10% and 7.7%. On the opposite, α_M and α_H (Table 2.1) are clearly more species-specific with cv of respectively 77% and 27%. Notice that *G. hexapetala* has outlier values for both α_M and β_M maybe due to the limited number of saplings used for this allometry (5), among which one sapling has surprising values.

Concerning the synthetic trait K_{sp} , its values are variable among species ($cv=71\%$) and range between 0.002, for *G. hexapetala*, and 0.142, for *G. glabra*. The parameter K_{sp} is composed of 6 basic specific traits with different influence on K_{sp} value. At the specific level, K_{sp} depends mainly on β_M ($R_{Spearman}=0.762$, $p<0.001$), α_M ($R_{Spearman}=0.665$, $p<0.01$) and α_H ($R_{Spearman}=0.474$, $p=0.064$). The three other components (β_H , m and E) have no significant influence ($p>0.1$). But notice that GR_P is mainly linked with E ($R_{Spearman}=-0.794$, $p<0.001$) and m ($R_{Spearman}=0.771$, $p<0.001$) among the six basic traits.

Then, the exponent γ , determining the size effect in curvature variation for a given diameter growth, is poorly species-specific, as expected from the poor interspecific variations of β_M and β_H which constitute γ . Actually the interspecific cv of γ is of 14%. Due to the values of β_M and β_H , γ is negative whatever the species which means that the size factor in Eq. (6) decrease with diameter growth. Actually, the effects of stem inertia, (*i.e.* the thicker a beam, the harder it is to bend), are greater than those of growth in weight (*i.e.* the heavier the load, the higher the strain).

2.3.4. Disturbance rate, buckling risk and gravitropic performance are linked, and linked with the species ecological preferences

The parameter α_M shows no link with species ecological preferences (SCI) ($R_{Spearman}=-0.018$, $p=0.950$) since α_H tends to decrease with increasing SCI ($R_{Spearman}=-0.443$, $p=0.098$). The synthetic parameter K_{sp} decreases with increasing SCI ($R_{Spearman}=-0.504$, $p=0.056$). Surprisingly, the exponent γ is pretty well linked with SCI ($R_{Spearman}=-0.450$, $p=0.092$) since

β_M and β_H show no clear links with SCI ($R_{Spearman}(\beta_M)=-0.243$, $p=0.383$ and $R_{Spearman}(\beta_H)=-0.400$, $p=0.140$).

Moreover, GR_P is closely linked with species buckling risk factor RF ($R_{Spearman}=0.779$, $p<0.001$) (Figure 2.4.A) indicating that species with the highest GR_P have also the highest RF . Thus, as the RF , the GR_P is linked with species ecological preferences and tends to decrease for an increasing shade-tolerance (increasing SCI) ($R_{Spearman}=-0.457$, $p=0.087$) (Figure 2.4.B).

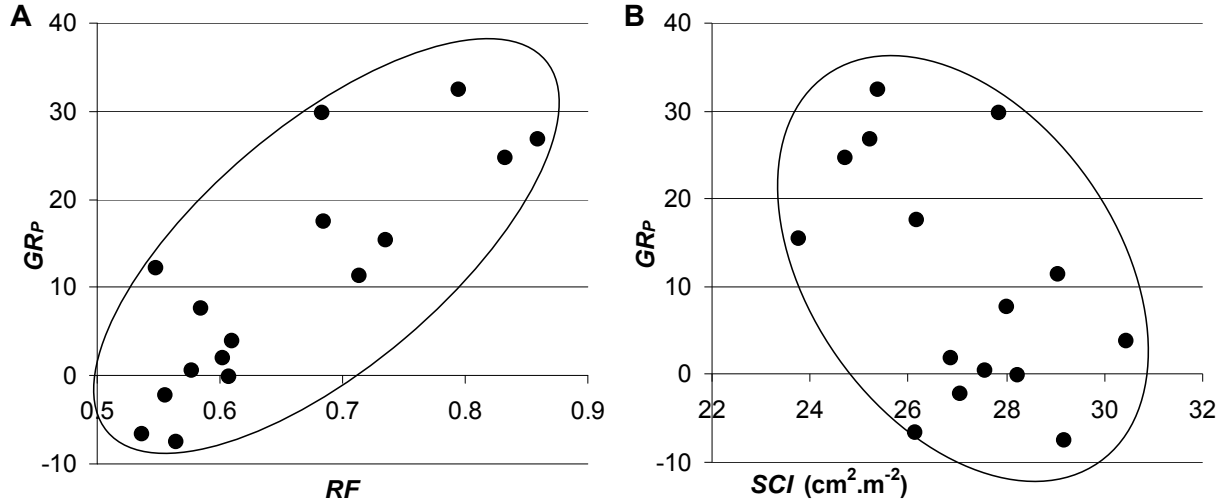


Figure 2.4. Relationships between species estimated gravitropic performance (GR_P) and buckling risk factor (RF) (A) or spatial competition index (SCI) (B).

2.4 Discussion

This work proposes an original method using biomechanical modelling to study the performance of the gravitropic process on wide samples of plants in natural communities. Most of the time, gravitropic studies imply more or less complex laboratory material and a limited quantity of biological material because the aim is to study this process in a physiological way (see e.g. (Fisher & Mueller 1983; Kher *et al.* 1992; Blancaflor *et al.* 1999)). Here we worked on 1370 saplings belonging to 16 tree-species with a limited quantity of measurements. Although designed to be applied to tree communities of the tropical rainforest, the method by itself could be adapted quite easily to other plants: the diameter should be replaced by a more relevant growth parameter as height or time, and the model built as a basic function of this variable rather than D .

The observed values of both lean and curvature indicate that most of the saplings are poorly tilted and rather curved towards the upside. Two facts led us to some questions. Firstly, through ontogeny, saplings seem to be less and less tilted while the smaller ones reach some very important leans. Then, the observed leans and curvatures differ among species, with

respect to their ecological preferences. Thus the following questions come: do saplings react against gravity through ontogeny or die if too much tilted? What mean the differences between species? Are species more or less sensitive to gravity? Are species more or less able to react against gravity? How to link the observed relationships between species stem conformation and ecological preferences with ecological strategies and which of the species traits explain those links? Because of all these questions, we modelled the disturbance rate of tree verticality due to mass increase and then the species gravitropic performance that is the difference between the observed lean and the theoretical (*i.e.* with no gravitropic control) one. Then we can highlight the specific traits that take part in it.

The disturbance rates and the gravitropic performances depend on several allometric parameters, determined at the specific level, which can be discussed by themselves, especially concerning their variations between species and according to species shade-tolerance, as they have been studied in the context of more general allometric studies. The first parameter α_M , is the intercept of the log-log regression of saplings above-ground biomass versus stem diameter. This parameter is highly variable among species which is consistent with the fact that it includes species specific gravity (Enquist 2002; Chave *et al.* 2005) known to vary among species (Wiemann & Williamson 1988; Suzuki 1999; Chave *et al.* 2006). The slope parameter β_M is found pretty stable among species. This result is consistent with the classical underlying laws of metabolic and developmental constraints admitted by other authors having also found pretty stable values (Enquist 2002; Brown *et al.* 2004; Chave *et al.* 2005). Our values are a little lower than those found in the literature ($M \sim D^{8/3}$) (McMahon 1973; Enquist 2002; Niklas & Spatz 2004). However, most of these studies are conducted on adult trees. This value indicates the way biomass increases with respect to diameter, and then is supposed to increase with wood density, which is known to increase throughout ontogeny (de Castro *et al.* 1993; Woodcock & Shier 2003). It is thus acceptable to have lower values of β_M for saplings than for bigger trees. The next allometry links sapling height with diameter. The intercept of the log-log regression α_H is a kind of slenderness, that varies among species and increases with shade-intolerance as shown in different works concerning tropical saplings (Kohyama & Hotta 1990; Poorter *et al.* 2005; Jaouen *et al.* 2007?). Finally, the slope β_H has been studied a lot since it is of great interest for both foresters and biologists. The former are interested in forest resource modelling and how height and diameter are linked, the latter study this parameter in order to know how it is varying or not according to environmental, phylogenetic and physiological factors. Even if it is admitted that this parameter is pretty stable among species (Kohyama & Hotta 1990; Niklas & Spatz 2004), some authors found

that β_H tends to increase with increasing species light-demand (King 1990; Claussen & Maycock 1995; King 1996; Alves & Santos 2002). Our values are poorly variable but the trend with shade-intolerance, even if not statistically significant, is positive. This is consistent with the already cited results concerning α_H : the most shade-tolerant species have their height increasing less quickly in proportion of diameter than the most shade-intolerant. This is proved by the more slender stems of shade-intolerant species. Moreover, throughout ontogeny, it is well known that trees height tends to increase less intensively with respect to diameter, thus β_H decreases (Niklas 1995; Alves & Santos 2002; Niklas & Spatz 2004). This makes our values consistent with those found in the literature because authors working on smaller trees than us found higher values of β_H (King 1990) and those working on bigger trees found lower β_H (Niklas 1993; Yamada *et al.* 2006).

The methods used here for mechanical modelling assume some strong hypotheses (beam theory in pure bending, perfect anchorage, regular tapered) but they are the same than those assumed by the widely used buckling safety or risk factors (Mouliia & Fournier 1997). Moreover, the choice of a growing period ($D=1$ cm to $D=5$ cm) is arbitrary. A more generic approach should be based on the differential (time-derived) formulas, as Eq. (6), as proposed by Fournier *et al.* (2006). However such a differential measurement of the gravitropic performance is only possible through accurate observations of gravitropic movements (as done in green house experiments (Firn & Digby 1979; Jourez & Avella-Shaw 2003; Coutand *et al.* 2007) or through destructive measurements of maturation strains (Fournier *et al.* 1994)). Consequently, when these measurements are not possible, the size-integrated formula proposed here, using the whole range of observed sizes among a population seems a good compromise.

The major result of this work comes from the comparison between the theoretical evolution of lean with diameter growth in the absence of gravitropic reaction and the observed leans. Saplings react against gravity and indeed, with the observed morphological and wood properties, the vertical habit could not be maintained without gravitropism. Moreover, the curvature towards the upside observed for almost all the species are good clues of a gravitropic reaction since it induced an increase of curvature towards the opposite of the bending curvature due to weight increase (Hejnowicz 1967; Yoshizawa *et al.* 1986; Kher *et al.* 1992; Coutand *et al.* 2007). We found a trend of an increase of curvature with increasing GR_p which supports this assumption: species which react the most against gravity are the most positively curved. Such a basic result supports recent concerns of physiologists about the ecological function of tropisms (Iino 2006), demonstrating from simple observations in

natural conditions that plant growth requires tropisms, with different performances according to species ecological strategies.

Then, looking at the links between lean, curvature and the gravitropic reaction performances, on the one hand, and species ecological preferences, on the other, it appears that the most shade-tolerant species are less tilted and curved and that these species have the lowest performances of reaction against gravity. These species are already known to be more secure regarding buckling risk (Jaouen et al. 2007?), here we demonstrates that their gravitropic performance is also lower. This result is explainable as follows: first, as already emphasized by Jaouen et al (2007?), shade tolerance is associated with higher wood stiffness E and lower center of mass (higher parameter m). These parameters are involved in both the buckling risk and the disturbance of verticality continuously induced by weight increase (disturbance rate of Eq. (6)). These mechanical indices are very different mechanical concepts (Laroze 1988) but vary on the same general way according to wood, load or geometrical properties, excepted lean which is a basic parameter of disturbance and only a second order one in buckling risk. Therefore, the higher is the mechanical safety, the lower the disturbance rate of verticality. However, although significantly lower for shade tolerant species, mechanically less disturbed, the observed leans remain always very close to verticality, even in shade avoidant species. Therefore, the gravitropic performance is necessarily higher in shade avoidant species, and thus it is negatively correlated to buckling risk. Such a result reveals a biomechanical trade-off: species not protected from dramatic increase of lean by very stiff wood and low center of mass are necessarily more efficient to correct their position with respect to verticality. This biomechanical trade-off supports the general first axis of ecological strategies (performance versus safety (rapid growth vs survival) (MacArthur & Wilson 1967; Grime 1977)), usually confounded with the shade tolerance-avoidance axis in the tropical rainforest tree communities (Turner 2001): shade tolerant species are biomechanically less efficient (less able to react) but more safe than shade avoidant ones.

Through the study of physiological processes such as gravitropism, more generally speaking the way plants perceive and respond to their mechanical environment, biomechanics allows, as hydraulic (Hacke et al. 2005), an ecological approach based on both performance and safety. Then, the differences of performance between tree ecological strategies observed here, from basic lean measurements in natural conditions, rise up questions about the underlying mechanism. For example, is the higher performance due to a more efficient reaction wood with valuable help of eccentric growth or to more efficient complex relative kinetics of radial growth, weight growth and reaction wood formation and maturation? Answering requires

biomechanical (Wilson & Archer 1979; Alméras *et al.* 2005; Fournier *et al.* 2006) and physiological (Iino 2006; Coutand *et al.* 2007) experimental and destructive methods developed in studies of tropisms.

3. REACTION GRAVITROPIQUE ET CROISSANCE EN CONDITIONS NATURELLES : SUIVI DE JEUNES ARBRES DURANT DEUX ANS, CONFIRMATION DE LA SUPERIORITE DES PERFORMANCES GRAVITROPIQUES DES ESPECES LES MOINS TOLERANTES A L'OMBRE

3.1 Introduction

Dans la première partie de ce chapitre, la mesure ponctuelle de la taille et de l'inclinaison d'un large échantillon de juvéniles de sous-bois tropical, et l'utilisation d'une modélisation biomécanique basée sur la théorie des poutres, ont permis de déterminer les performances gravitropiques des espèces grâce à une confrontation entre position théorique, en l'absence de réactions gravitropiques, et position réelle. Il en ressort que les espèces les plus héliophiles, ayant les plus forts risques de flambement, ont également les plus fortes performances gravitropiques donc des capacités supérieures de réorientation pour les cas où leur équilibre serait perturbé et leur verticalité perdue.

Les processus de réorientation des axes ligneux sont dépendants de la croissance radiale (cf chapitre I § 3.2.1.b), qui est, par conséquent, intégrée dans leur modélisation (Fournier *et al.* 1994; Fourcaud *et al.* 2003; Fournier *et al.* 2006; Coutand *et al.* 2007). En mesurant, à deux ans d'intervalle, la taille et l'inclinaison d'un sous-échantillon des arbres utilisés dans la première partie de ce chapitre, nous avons voulu valider les résultats obtenus en montrant ce lien entre croissance radiale et réaction gravitropique. Les auteurs ayant suivi la croissance d'espèces de différents degrés de tolérance à l'ombre ont montré que les espèces les plus héliophiles ont des taux de croissance supérieurs (Welden *et al.* 1991; Poorter & Bongers 2006). Cette capacité est partie intégrante de l'axe performance/sécurité selon lequel se répartissent les espèces selon leurs préférences écologiques. Cet axe est souvent présenté sous la forme croissance rapide/survie (Turner 2001; Sterck *et al.* 2006). Une croissance supérieure expliquerait une réaction gravitropique plus forte durant le suivi. Cette réaction gravitropique est estimée, dans cette expérimentation complémentaire, grâce aux mesures individuelles de l'inclinaison initiale d'une part et de l'évolution de l'inclinaison d'autre part. Pour les individus initialement éloignés de la verticalité, soit la réaction gravitropique surpasse la perturbation et l'inclinaison aura diminué, soit elle aura augmenté montrant ainsi une dominance de la perturbation sur le redressement. Pour le cas où la variation d'inclinaison est

nulle, les deux phénomènes, perturbation et réaction gravitropique, se seront compensés. L'observation de ces comportements, à partir de mesures simples, fournit donc des informations complémentaires, et éventuellement des confirmations, des résultats obtenus précédemment. Un tel suivi des inclinaisons sur de jeunes arbres en conditions naturelles n'a, à notre connaissance, jamais été fait.

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1. Matériel végétal

Au sein de chacune des parcelles 11 (témoin) et 12 (traitement sylvicultural le plus perturbant) de la station de Paracou (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), 10 arbres de chacune des 15 espèces utilisées ont été retenus. Ces 300 arbres sont donc un sous-échantillon de ceux utilisés dans la première partie de ce chapitre. Les dix arbres de chaque espèce, dans chaque parcelle, sont les plus petits parmi ceux mesurant au moins 2.5m. L'objectif est de retenir des individus suffisamment grands pour que toutes les mesures le long du tronc soient disponibles mais suffisamment petits pour espérer pouvoir observer croissance et réaction significatives sur un suivi de seulement deux ans. Les mesures ont été faites au printemps 2004 pour la première campagne et au printemps 2006 pour la seconde.

3.2.2. Mesures effectuées et traitement des données

Les mesures effectuées et les traitements sont les mêmes que ceux décrits dans le paragraphe 2.2.2 de ce chapitre. Les mesures sont faites aux mêmes niveaux durant les deux campagnes grâce à des marques de peinture faites lors du premier passage. Pour chaque individu, sont donc disponibles l'inclinaison globale, le diamètre à 1.50 m du sol et la hauteur totale. La croissance et les variations d'inclinaison sont analysées selon l'évolution de ces paramètres d'une campagne à l'autre. Pour les inclinaisons, l'évolution $\Delta Incl$ est calculée en soustrayant l'inclinaison globale finale à l'inclinaison globale initiale de façon à ce qu'une valeur négative corresponde à un éloignement de la position verticale pour le tronc. La croissance est représentée par la moyenne de l'accroissement radial des 20 arbres de chaque espèce. La réaction gravitropique est quantifiée par la pente de la variation d'inclinaison en fonction de l'inclinaison initiale, pour chaque espèce. Les résultats spécifiques sont étudiés en fonction, entre autres, des préférences écologiques des espèces exprimées selon l'indice de compétition spatiale défini au paragraphe 2.2.4 de ce chapitre.

3.3 Résultats et discussion

3.3.1. La croissance radiale est faible mais conforme aux comportements attendus des espèces

La Figure 3.2 montre que la croissance que nous avons mesurée est faible autant pour les diamètres que pour les hauteurs. Les pentes de chaque nuage de points sont légèrement supérieures à 1 mais peu différentes de ce seuil. Il apparaît donc clairement que soit le pas de temps choisi pour cette étude annexe est trop petit, soit une méthode de mesure plus précise aurait dû être choisie. Nous avons mesuré les circonférences à l'aide d'un mètre ruban pour la rapidité et la facilité de la mesure, et surtout pour s'affranchir des irrégularités éventuelles de forme des sections. Sur un tel pas de temps, l'utilisation de dendromètres aurait peut-être fourni des résultats plus précis mais nous aurait irrémédiablement forcés à réduire la taille de notre échantillon. De plus les dendromètres adaptés à des arbres d'aussi petit diamètre ne sont pas couramment utilisés en forêt.

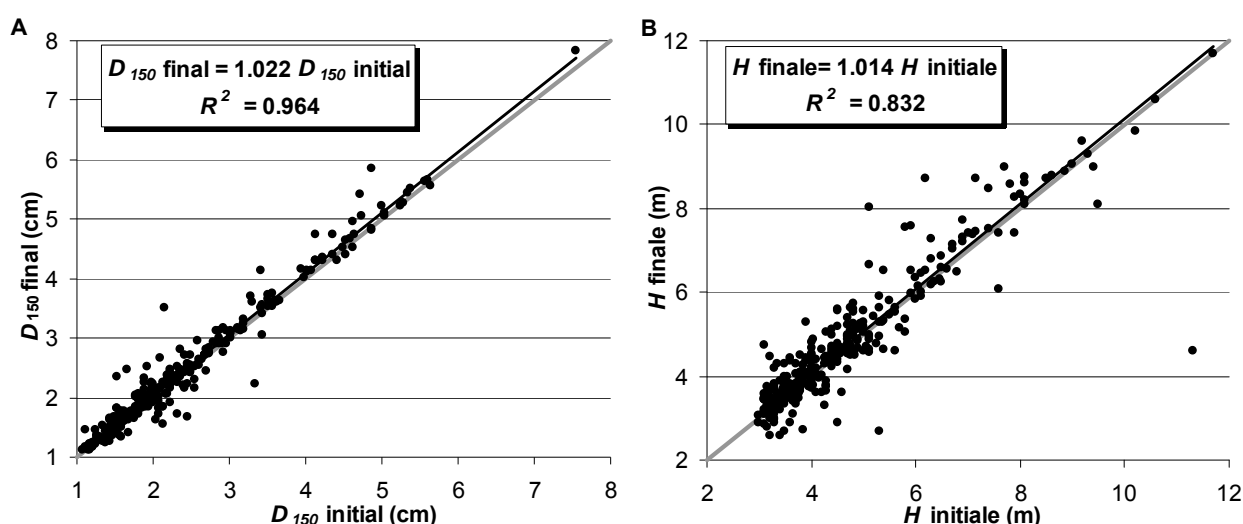


Figure 3.1. Evolution des diamètres (A) et hauteurs (B) en deux ans. Chaque point représente un des 300 arbres de l'échantillon mesuré deux fois. Sur chaque graphique, la droite noire représente la régression linéaire dont l'équation est présentée en encadré, la droite grise représente la droite $y=x$.

Cependant, la Figure 3.2 montre qu'il existe une variation de croissance entre espèces, mais sans distinctions claires, à l'exception de *C. procera* dont la croissance est statistiquement supérieure ($p < 0.05$) à celle des cinq espèces ayant les plus faibles valeurs. Seules 6 espèces ont des valeurs significativement différentes de zéro. Les valeurs sont majoritairement comprises entre 0 et 0.1 cm.an^{-1} ce qui est légèrement inférieur aux valeurs trouvées par

d'autres auteurs sur des jeunes arbres tropicaux un peu plus gros ($\text{dbh} > 8 \text{ cm}$) (Clark & Clark 1999; Gourlet-Fleury & Houllier 2000; King *et al.* 2005). Des valeurs négatives apparaissent pour 3 espèces. La Figure 3.2 montre aussi que les croissances mesurées ont tendance à être plus fortes pour les espèces les plus héliophiles, ce qui correspond aux observations nombreuses des liens entre vitesse de croissance et intolérance à l'ombre (King 1991; King 1994; Agyeman *et al.* 1999; Poorter 1999). Ces résultats soulignent le fait que même si les croissances mesurées ici sont faibles, elles sont cohérentes avec les résultats prévisibles.

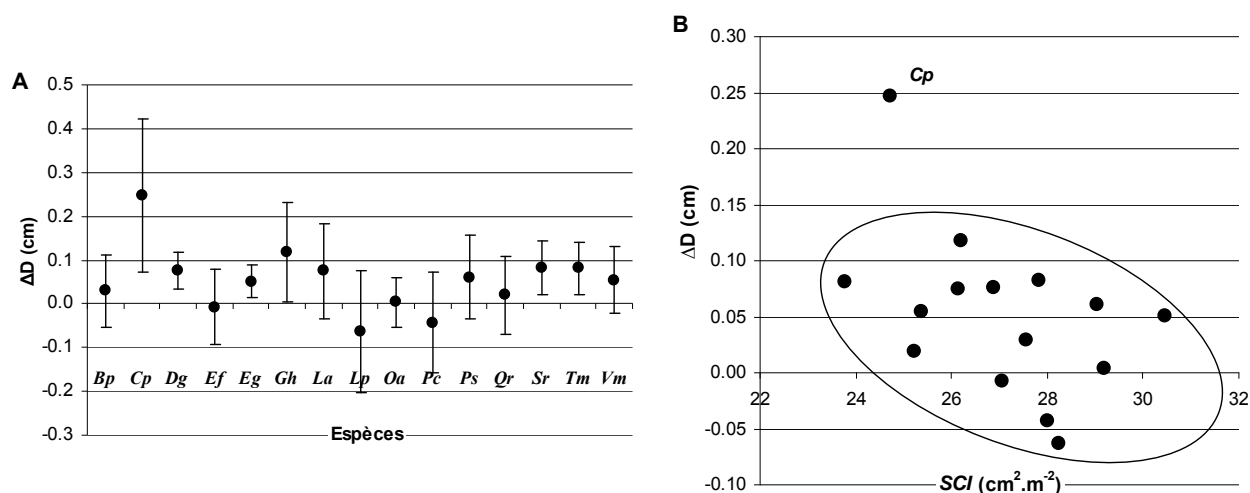


Figure 3.2. Croissance diamétrale moyenne par espèce (A) (les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 95%) et en fonction des préférences écologiques de chaque espèce (B), représentées par l'indice de compétition spatiale moyen *SCI*. L'espèce qui se détache de la tendance globale est *C. procera*.

3.3.2. L'évolution de l'inclinaison confirme l'existence de réactions gravitropiques, inférée d'après les modèles biomécaniques

Au cours des deux années écoulées entre les campagnes de mesure, les variations d'inclinaison sont en moyenne très proches de zéro (Figure 3.3). Cela peut être interprété comme une nouvelle preuve de l'existence de processus de maintien ou de redressement gravitropiques car, en leur absence, l'inclinaison devrait obligatoirement augmenter dans le temps avec la croissance en masse. Néanmoins, pour être convaincant, ce résultat doit être observé sur des temps plus longs permettant une croissance réellement significative. Quelques valeurs extrêmes montrent soit des effondrements, pour les valeurs négatives, soit des redressements importants. La Figure 3.4.A donne les variations d'inclinaison en fonction de la taille initiale des arbres et il apparaît que les plus fortes variations (positives ou négatives) concernent les plus petits arbres. Ce résultat conforte les modèles biomécaniques : les arbres les plus petits sont à la fois les plus perturbables et les plus aisés à redresser (plus faible

inertie en flexion) (cf chapitre I paragraphe 3.2.1.b). D'autre part, la Figure 3.4.B. montre que les arbres initialement très inclinés se sont tous ou presque redressés, alors que, sous l'action passive de leur masse, ils auraient du au contraire s'incliner plus que leurs congénères initialement verticaux.

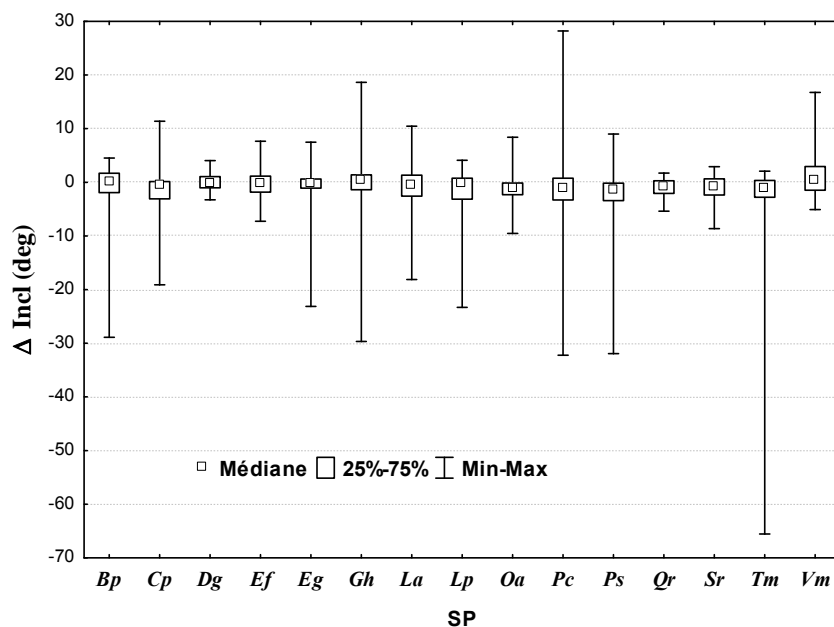


Figure 3.3. Distribution des valeurs de variation d'inclinaison pour chaque espèce. Les boîtes représentent la médiane entourée des 1^{er} et 3^{ème} quartiles, les barres donnent les valeurs minimales et maximales.

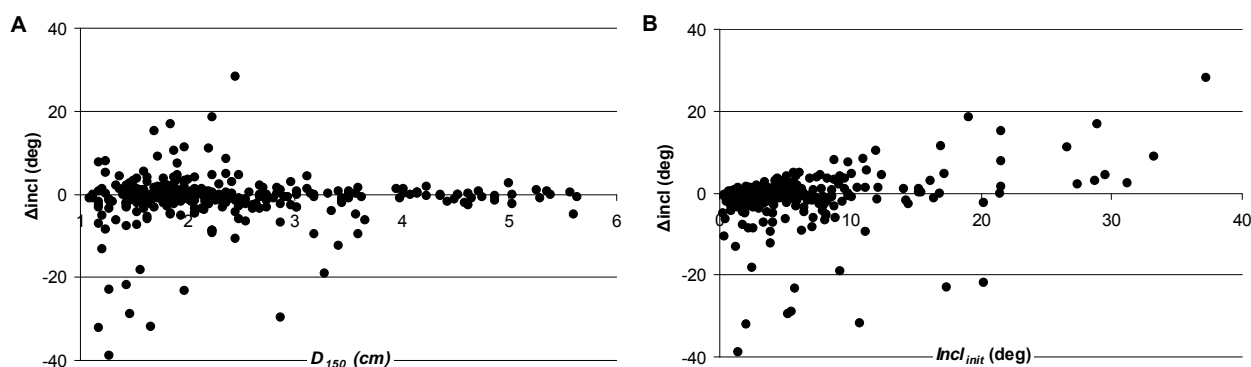


Figure 3.4. Variation d'inclinaison globale de chaque arbre en deux ans, selon son diamètre initial à 1.50 m (A) et son inclinaison globale initiale (B).

3.3.3. La définition d'un indice de perturbation-réaction confirme les plus fortes performances gravitropiques des héliophiles

Dans le but de tester des différences entre espèces, les pentes spécifiques de la relation entre variations individuelles d'inclinaison et inclinaisons initiales sont déterminées et analysées. Ces pentes spécifiques constituent un indice de perturbation-réaction *IR*. D'après le modèle

biomécanique et les résultats de l'article précédent, les espèces héliophiles sont censées être à la fois plus perturbables et plus réactives, donc leurs pentes plus fortes. L' IR varie entre espèces, en accord avec les hypothèses. L' IR tend à augmenter avec la croissance radiale (Figure 3.5.A), cependant la faible précision sur les mesures de croissance due à un temps de suivi trop court ne permet pas d'obtenir une relation nette mais seulement une tendance. En revanche il apparaît clairement que les espèces les plus héliophiles montrent une intensité de réaction supérieure (Figure 3.5.B). Bien que très préliminaires, ces résultats vont dans le sens des conclusions du premier article de ce chapitre.

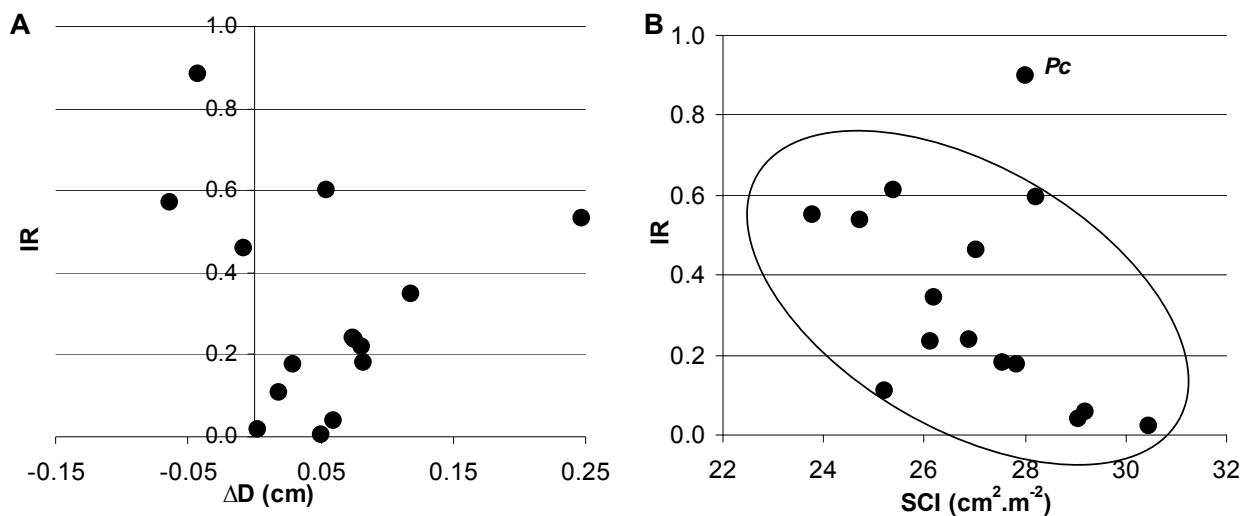


Figure 3.5. Indice spécifique de perturbation-réaction IR en fonction de la croissance diamétrale (A) et des préférences écologiques (B) représentées par l'indice moyen de compétition spatiale SCI . Chaque point représente une espèce. Sur le graphique B, la régression linéaire a les paramètres suivants $R^2=0.23$, $p=0.08$, si Pc est exclu.

3.4 Conclusion

Cette expérimentation complémentaire permet d'aborder le problème du maintien de la verticalité par des observations d'évolution des positions des axes dans le temps. Il est ainsi démontré que la verticalité des individus se modifie activement ou passivement au cours du temps et les réactions gravitropiques permettent de contrer les effets des perturbations. Les résultats confirment que les espèces les plus héliophiles sont à la fois les plus perturbables et les plus réactives. Cependant compte tenu des très faibles croissances enregistrées, ces premiers résultats seront à confirmer par un suivi plus long des jeunes arbres.

4. CONCLUSION GENERALE

Les résultats présentés dans ce chapitre confirment l'importance des réactions gravitropiques pour les jeunes arbres en sous-bois. Ces résultats montrent une augmentation de performances gravitropiques des espèces les plus tolérantes à l'ombre aux espèces les plus évitantes. La stratégie de croissance de ces dernières, qui consiste à allouer préférentiellement la biomasse à la croissance en hauteur aux dépens de la sécurité vis-à-vis du flambement, s'accompagne donc, comme nous l'avons suggéré, de performances de réorientation supérieures à celles des espèces plus tolérantes, pour lesquelles rejoindre des niveaux supérieurs de lumière est moins vital donc moins urgent. Ces résultats ont pu être obtenus grâce à la mise au point d'une méthode de mesure non destructive des performances gravitropiques et confirmés par le suivi de jeunes arbres et la détermination d'un indice de perturbation-réaction. Cependant, en parallèle de cette thèse, des expérimentations destructives sont menées en forêt guyanaise visant à mesurer les traits biomécaniques en lien avec le processus gravitropique, telles les déformations de maturation et la répartition précise des masses portées en conditions naturelles. Les premiers résultats vont dans le même sens que ceux présentés ici : les espèces réagissent aux perturbations de leur verticalité et ce de façon différente selon leurs préférences écologiques. D'autre part, les différences de capacité de redressement entre espèces tropicales ont été montrées sur de jeunes arbres appartenant à des espèces utilisées dans cette thèse, en conditions contrôlées (Derycke 2006). Mais l'échantillonnage n'a pu comporter un nombre suffisant d'espèces tolérantes (et les résultats sont encore en cours d'analyse) de sorte que la comparaison directe avec nos traits de performance n'a pu être réalisée. Ces indices poussent à poursuivre les recherches en conditions naturelles et contrôlées afin d'identifier les sources de variations de performances entre espèces : qualité, quantité et répartition du bois de réaction, chronologies respectives des croissances primaires et secondaires, rôle de l'ancrage, architecture et mode de répartition des masses propres.

Chapitre IV

Chapitre IV: Adaptation de la croissance à l'environnement

mécanique, existe-t-il des différences de sensibilité entre espèces ?

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Après s'être intéressé, dans les deux précédents chapitres, à la façon dont les jeunes arbres réalisent leur fonction de soutien et corrigent leur orientation de croissance, nous nous proposons maintenant d'étudier la sensibilité de ces mêmes arbres à leur environnement mécanique. Cette question a déjà été abordée lors du chapitre II par l'étude de la plasticité de la marge de sécurité vis-à-vis du flambement en fonction du degré de perturbation de l'environnement proche. Une espèce, *Tachigali melinonii*, s'est alors révélée avoir un comportement original, de type lianescent c'est-à-dire avec une sensibilité forte à la perturbation. Son facteur de risque augmente plus nettement que celui des autres espèces en fonction de la perturbation mais montre une moindre plasticité ontogénique. Nous faisons donc l'hypothèse que cette espèce aurait une sensibilité accrue aux contacts physiques avec les végétaux qui l'entourent et utiliserait cette faculté pour investir encore plus massivement sa biomasse dans sa croissance en hauteur quand une partie de sa masse est portée par un voisin, quitte à outrepasser sa limite d'autoportance. La modulation de la répartition de la biomasse par ce biais relève de la thigmomorphogénèse. Ceci serait cohérent avec la fréquente observation d'individus non-autoportants chez cette espèce et révélerait une nouvelle composante des stratégies biomécaniques de croissance. Une expérimentation a donc été mise en place consistant en un tuteurage d'individus en conditions naturelles et à la comparaison de leur croissance et de l'évolution de la distribution de leur biomasse avec des individus poussant dans la même gamme d'environnement mais non tuteurés. Pour renforcer l'analyse, une autre espèce, *Dicorynia guianensis*, qui ne présente pas, *a priori*, ce type de comportement particulier, a été comparée. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'un article qui va être soumis à Tree-Structure and Function.

2. IS THIGMOMORPHOGENESIS A KEY PHYSIOLOGICAL PROCESS ASSOCIATED WITH THE DIVERSITY OF TREE BIOMECHANICAL GROWTH STRATEGIES? EXPERIMENT WITH STAKED SAPLINGS IN A TROPICAL RAIN FOREST UNDERSTOREY

2.1 Introduction

Saplings growth in the tropical rain forest understorey is severely governed by the poor light availability. The dense canopy filters the incident light inducing a vertical gradient resulting in only a few percents of light reaching the ground (Yoda 1974; Chazdon & Fetcher 1984). According to the species they belong to, the saplings are more or less able to survive with such light levels. The most shade-tolerant may slowly develop in low-light conditions and wait for better light availability (Clark & Clark 1992). The less shade-tolerant species have an urgent need for reaching higher light levels (King 1996). The height growth strategy is thus a key parameter of saplings installation. Foraging for light induces a risk of buckling (bend under the self-weight) for most species, and the risk taken is larger for saplings than for older trees (Sterck & Bongers 1998). Moreover, previous works concerning saplings in the tropical understorey have shown that this risk is even higher when the light-demand is strong (van Gelder *et al.* 2006; Jaouen *et al.* 2007?). In a previous work (Jaouen *et al.* 2007?), we have detected an original behavior for a species: *Tachigali melinonii* (Harms), *Caesalpinaceae*. This species has a buckling risk among the highest. The study of this buckling risk variations on permanent plots having undergone different degrees of silvicultural treatments 20 years ago (Gourlet-Fleury *et al.* 2004) has shown that the higher the local forest dynamics (*i.e.* the higher the changes in competition indices around the sapling), the higher the buckling risk, for this species. This plasticity of the buckling risk is mainly linked to modifications of slenderness (*i.e.* the ratio of height to diameter): the higher the disturbance, the higher the slenderness (Jaouen *et al.* 2007?). This means that the biomass is mainly allocated to the stem length increase at the expense of its thickness. Moreover, the saplings of this species are often found not self-supporting anymore (Figure 2.1), leaning against bigger neighboring trees.

Although unexpected for a tree species, this behavior seems very close to what is referred to as the “semi-self-supporting” habit of some lianas (Rowe & Speck 1998; Gallenmüller *et al.* 2004). Semi-self-supporting climbers lean against their support, with no specialized grabbing structures as tendrils or hooks. However, due to wide angle branches, their attachment to the support is strong enough for very efficient climbing. After the support is found, their investment in the support function of the stem is supposed to decrease as their stem stiffness tends to decrease but this decrease is lower than for typical non-self-supporting species

(Speck 1994). Then, the saved biomass may be invested in the length increase, which allows reaching higher light levels, such a behavior being consistent with the common shade-intolerance of lianas (Schnitzer & Bongers 2002). This behavior implies that supports are available in the surrounding environment, that is consistent with lianas affinity for disturbed environments (Schnitzer & Carson 2001). In such environments, fallen trees provide supports and induce gaps where regeneration, and then density, are high (Brokaw 1985). *T. melinonii* seems to follow such an opportunistic growth strategy. Then, its higher slenderness in disturbed habitats could be linked to changes in growth allocation due to changes in its mechanical micro-environment after finding a support : actually, the support prevents usual sways and bending induced by winds or self-weight, that are part of the micro-environment growth is very sensitive to (Mouliia *et al.* 2006). The ability to modify its growth allocation (Biddington 1986), and thus its slenderness (Jaffe *et al.* 2002), according to the perception of the mechanical environment, is related to thigmomorphogenesis (Boyer 1967), *i.e.* the reaction of plant to touch and other mechanical stimuli.

An alternative hypothesis may physiologically explain *T. melinonii* slenderness plasticity. A well known consequence of competition for light between trees is a modification of absolute growth and of its distribution between length and thickness (Larson 1963; Coomes & Grubb 1998). High competition for light induces more slender stems (King 1990). The high slenderness values found may be solely due to this competition for light. Then, foraging for light would induce very high slenderness ratio leading to mechanical instability. Mechanical failure would induce larger mortality rate, so that only the sapling that found a support may survive. According to this hypothesis, no thigmomorphogenetic process is involved, only chance and selective mortality.

The aim of this work was to test the relevance of the thigmomorphogenetic hypothesis. A sample of *T. melinonii* saplings was constituted along a gradient of light availability in the understorey, thus in natural conditions. Half of them were staked. Their growth and growth allocation were followed. Support will be given to the thigmomorphogenetic hypothesis if the staking significantly modifies growth and slenderness. The alternative hypothesis is that the only predictor of growth and slenderness is the light availability, whatever the presence of a support. Moreover, to test the originality of *T. melinonii* strategy, a second species, *Dicorynia guianensis* (Amshoff), *Caesalpiniaceae*, expected to be less sensitive to its mechanical environment (Jaouen *et al.* 2007?), was compared. This species, one of the most studied in French Guiana (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), is well known for its semi-shade-tolerance (Favrichon 1994). It is characterized by its ability to germinate and grow in a wide range of

environment (Van der Meer *et al.* 1998), with intermediate photosynthetic characteristics (Rijkers *et al.* 2000), and intermediate growth rates (Favrichon 1994; Flores *et al.* 2006) strongly depending on light availability (Gourlet-Fleury 2002; Baraloto *et al.* 2005). Both its buckling risk and slenderness are in average values, as its wood stiffness (Jaouen *et al.* 2007?). And it has never been observed not-self supporting.



Figure 2.1. A non self-supporting *Tachigali melinonii* right after being cut. This sapling was found leaning against a bigger congener in the understorey and buckled under its own weight once removed from this support.

2.2 Material and methods

2.2.1. Study sites

This experiment was driven near the Paracou Experimental Research Station (5°18' N, 52°23' W) (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), a tropical rain forest situated in the coastal part of French Guiana, South America, between September 2004 and June 2006. The climate is equatorial with two main seasons: a dry season from August to mid-November and a rainy season often interrupted by a short drier period from March to April. Annual rainfall is about 3000 mm. In order to sample saplings along a sufficiently large light gradient, two sites with different histories were used in this study.

2.2.2. Sampling method

In order to constitute balanced samples for each species, height (H) and diameter (D) 20 cm above ground were measured on saplings of both species. The chosen range of size was 0.5 to 4 m high. For each sapling, a light index was determined. The light index is an arbitrary determination of the canopy openness based on Dawkins index (Dawkins 1958): a value

comprised between 1 and 5 (from the closest to the most open canopy) is attributed to each sapling by two operators. Then, the mean index is calculated after having checked that differences between operators do not exceed one point. From all these measurements, and for each species, we constitute samples presenting the following characteristics: i) a gradient of size, ii) a gradient of light conditions and iii) the possibility to be divided into two equivalent sub-samples. Samples were constituted of 66 saplings for *D. guianensis* and 36 for *T. melinonii*. Among each species sample, two equivalent sub-samples (same range of size and light conditions) were constituted (Table 2.1). The individuals were staked for one of the sub-samples of each species; the other sub-sample was used as a control. To avoid bias due to the great variability of parameters under natural conditions, we have taken care of having no relationships between initial sapling size and light index: $R^2=0.021$, $p=0.903$ (*H*) and $R^2=0.271$, $p=0.109$ (*D*) for *T. melinonii* and $R^2=0.224$, $p=0.073$ (*H*) and $R^2=0.239$, $p=0.055$ (*D*) for *D. guianensis*.

	Height (cm)			Diameter (cm)			Slenderness (cm.cm ⁻¹)			Light Index		
	mean	min	max	mean	min	max	mean	min	max	mean	min	max
<i>Dg</i> C	142	66	365	1.44	0.76	2.80	97	51	146	2.3	1.3	4.0
<i>Dg</i> St	161	61	383	1.52	0.86	3.82	103	67	153	2.4	1.0	3.8
<i>Tm</i> C	201	101	372	1.49	0.73	3.31	138	85	178	2.3	1.0	4.5
<i>Tm</i> St	198	81	370	1.35	0.70	2.55	145	96	185	2.0	1.0	4.5

Table 2.1. Detailed characteristics for each sub-sample used in this study. The slenderness ratio is calculated as H/D . The first column contains the sub sample names composed of the species botanical name initials (*Dg* for *Dicorynia guianensis* and *Tm* for *Tachigali melinonii*) and of the treatment applied (C for control and St for staked).

2.2.3. Staking and measurements

The stakes are made of 30 mm-diameter hollow aluminium tubes (Figure 2.2). Each tube is embedded 50 cm deep in the ground and at least 70 cm higher than the saplings it supports. Once installed, and to avoid any movements of the stakes, the tubes are guyed at one or two levels for the tallest ones, with three metallic cables at each level. The cables are fixed to the ground by curved iron rods. The sapling stem is fixed to the tube by plastic sheathes maintained by clamping rings. The sheathes are about 10 cm long and distributed all along the stem from the base to the most apical part in order to maintain the whole sapling. The branches are kept free. Such a device does not modify the light environment. The experimental design is very important as results reported by Mattheck (1990) and by Jacobs (1939) (cited in (Larson 1963)) show variations of the stem growth of guy-wired trees with differences between the stem parts situated above and below the attachment point. That is

why we have multiplied the attachment points and regularly checked that the stems were well fixed but not hurt by the device. Once the experiment installed the saplings height and diameter 20 cm above ground (marked off with paint during the first campaign) were regularly measured (about each 100 days). The saplings of *T. melinonii* and *D. guianensis* have been followed over a period of respectively 645 days and 309 days (the experiment for *D. guianensis* was installed one year later).

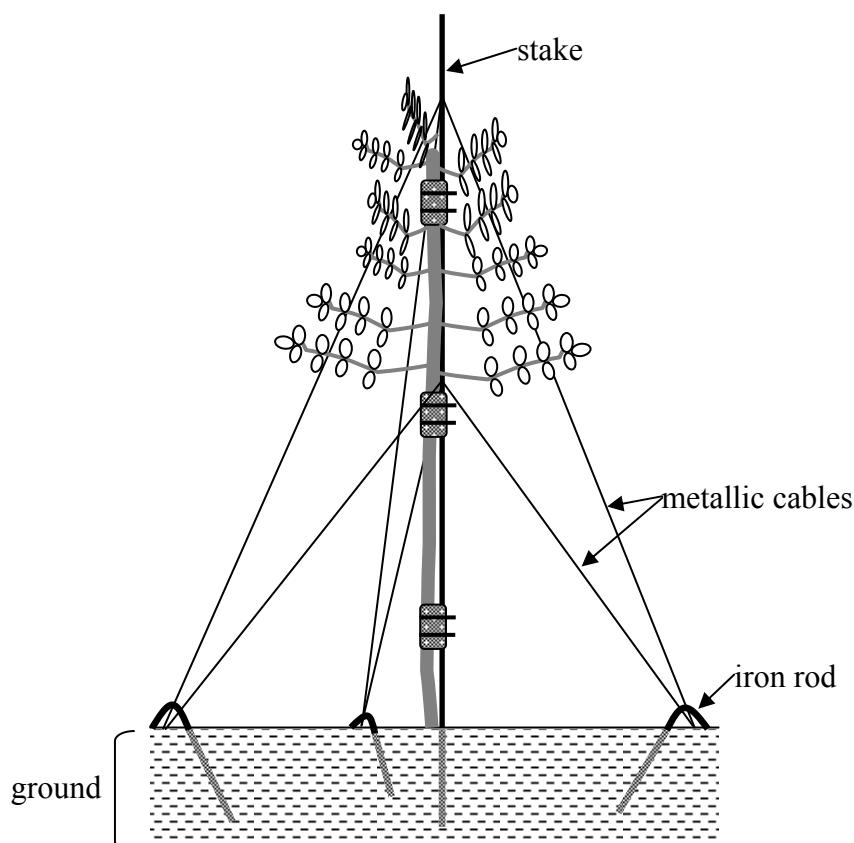


Figure 2.2. Experimental set-up for staking saplings. See the text for all details.

2.2.4. Data analysis

Firstly, to choose between a relative ($\Delta x/x$) and an absolute (Δx) growth parameter, linear relationships between initial size and size variations through time were observed. The growth values and slenderness ratio variations ($\Delta(H/D)$) were calculated for the same unit of time (a year) in order to allow comparisons between species. Mean values of growth and slenderness ratio were compared between samples using the confidence limits (CL) (95%) or analyses of variance. Then, the effects of light and treatment (control/staked) on growth, slenderness ratio and slenderness ratio variations were analyzed through linear relationships. The differences between species and treatments were tested with an analysis of covariance. This analysis provides an *F*-test to check if separate (local) linear models (one for each species or each treatment), with the light index as predictive variable, better explain growth or slenderness

variations variability than a single (global) common linear model. All the analyses are performed using the software Statistica 7.1 (StatSoft France (2006) www.statsoft.fr) and particularly the tool “slopes homogeneity model”.

2.3 Results

2.3.1. Saplings growth

No significant relationships ($p > 0.05$) were found between growth and initial size for *T. melinonii* saplings, whatever the treatment. For *D. guianensis*, significant but not strong relationships were found for the whole sample ($R^2 = 0.134$, $p < 0.01$ for H ; $R^2 = 0.103$, $p < 0.01$ for D). Thus, in the following sections, growth will be analyzed using absolute parameters (ΔH and ΔD).

As shown in Table 2.2, mean height growth was small but significantly different from 0 ($p < 0.05$) and very similar for the two species; mean diameter growth was low (less than 1mm/year) but also significant ($p < 0.05$). Significant positive relationships were found between growth and light index for both species. Light index explained 58% of the variability of the height growth of *T. melinonii* but only 20% for *Dicorynia guianensis*. Statistical analyses have shown no significant necessity to use separate linear models between species for both height and diameter growths (Table 2.3).

	ΔH (cm.year ⁻¹) \pm CL	ΔD (cm.year ⁻¹) \pm CL
<i>Tm</i> C	13.76 \pm 9.06	0.11 \pm 0.05
<i>Tm</i> St	10.38 \pm 7.30	0.07 \pm 0.03
<i>Tm</i> All	11.98 \pm 5.49	0.09 \pm 0.03
<i>Dg</i> C	11.83 \pm 5.52	0.06 \pm 0.06
<i>Dg</i> St	14.01 \pm 5.73	0.06 \pm 0.03
<i>Dg</i> All	12.92 \pm 3.88	0.06 \pm 0.03

Table 2.2. Height and diameter growths (mean \pm confidence limit 95%) exhibited by saplings during the experiment. The first column contains the identification of the samples as in Table 2.1 (“All” means control and staked saplings all together for a given species).

p-values	ΔH	ΔD	$\Delta H/D$
<i>Tm</i> C/St	0.874	0.446	0.254
<i>Dg</i> C/St	0.799	0.051	<0.01
<i>Tm</i> C/ <i>Dg</i> C	0.370	0.431	<0.01
<i>Tm</i> St/ <i>Dg</i> St	0.291	0.394	0.301
<i>Tm</i> All/ <i>Dg</i> All	0.163	0.892	<0.01

Table 2.3. Homogeneity of slopes model for height and diameter growth and slenderness ratio variations as a function of the light index: p-values of the F -test between a global and a local model in each of the case detailed in the first column. Non significant tests indicate no significant necessity to use local models.

2.3.2. Slenderness ratio

The mean slenderness ratio of *T. melinonii* saplings was significantly higher than for *D. guianensis*: $142 \pm 8CL \text{ cm.cm}^{-1}$ versus $100 \pm 5CL \text{ cm.cm}^{-1}$ ($p < 0.05$). At the beginning of the experiment, the slenderness ratio of *T. melinonii* saplings (whole sample) was significantly and negatively linked with the light index ($R = -0.482$, $p < 0.01$), meaning that the higher the light index, the lower the slenderness ratio. Such a relationship was not found for *D. guianensis*.

2.3.3. Slenderness ratio variations

The slenderness ratios of *T. melinonii* have not significantly changed during the experiment but it did for *D. guianensis* (Table 2.4). The mean change was significantly different between *T. melinonii* and *D. guianensis* whole samples ($p = 0.018$). The use of local linear models is necessary to better explain the relationships between slenderness ratio variations and the light index for each species (Table 2.3) (control and whole samples). A significant positive relationship was found between the slenderness ratio variations and the light index for *T. melinonii* whole sample (Table 2.4).

	$\Delta(H/D)$	p-value	slope $\pm CL$	R^2	p-value
<i>Tm</i> C	-1.19 ± 3.74	0.511	4.41 ± 3.51	0.32	<0.05
<i>Tm</i> St	-0.65 ± 4.10	0.741	6.95 ± 3.06	0.57	<0.01
<i>Tm</i> All	-0.91 ± 2.65	0.493	5.56 ± 2.21	0.44	<0.01
<i>Dg</i> C	3.73 ± 3.92	0.061	-5.50 ± 4.76	0.15	<0.05
<i>Dg</i> St	4.99 ± 3.11	<0.01	4.34 ± 3.69	0.16	<0.05
<i>Dg</i> All	4.36 ± 2.44	<0.01	-0.44 ± 3.15	0.00	0.78

Table 2.4. Slenderness variations ($\text{cm.cm}^{-1}.\text{year}^{-1} \pm CL \text{ 95\%}$) exhibited by each sub sample and the whole sample for each species (for names details see Table 2.1) (p-value for differences with zero) and characteristics (slope, determination coefficient and p-value) of the relationships between these variations and the light index.

2.3.4. Staking effects

No significant differences were found between control and staked saplings concerning the absolute growths (*Tm*: $p = 0.927$ for ΔH , $p = 0.776$ for ΔD ; *Dg*: $p = 0.945$ for ΔH , $p = 0.998$ for ΔD) and concerning the relationships between growth and the light index (Table 2.3). The only exception is for the diameter growth of *D. guianensis* which was significantly linked with the light index for control saplings ($R = 0.44$, $p < 0.01$) and not for the staked saplings ($p = 0.527$). For *T. melinonii*, the slenderness ratio variation was well explained by the light index for both control and staked saplings (Table 2.4). The slope for the staked saplings was higher than the slope for control saplings (Figure 2.3.A and Table 2.4), even if not

significantly different (Table 2.3). For *D. guianensis*, the links between slenderness ratio variations and light index were different between control and staked saplings (Table 2.3, Table 2.4 and Figure 2.3.B) as the variation tended to be higher for higher light indices for staked saplings and lower for control saplings.

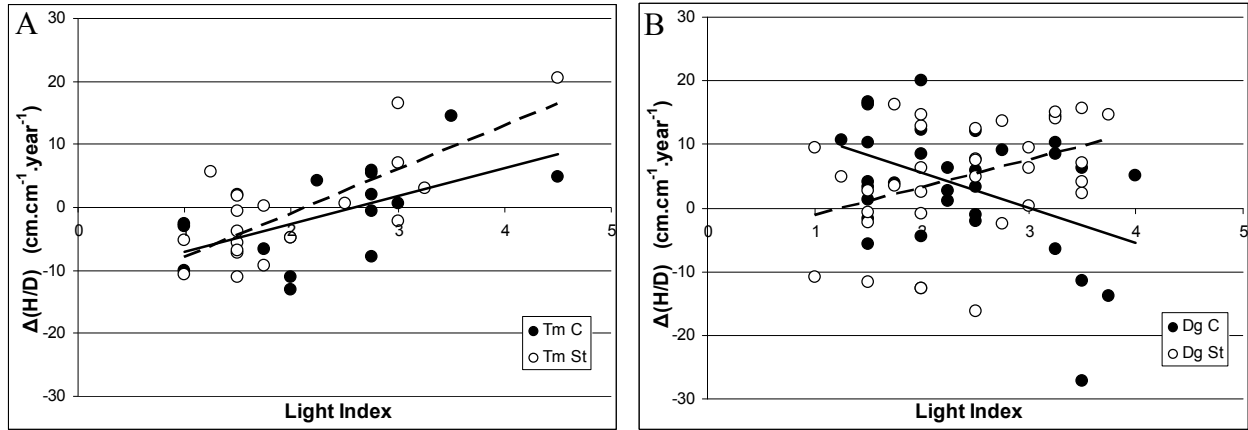


Figure 2.3. Slenderness ratio variations according to the light index for *T. melinonii* (A) and *D. guianensis* (B). The linear regressions curves (see Table 2.4) are represented by continuous lines for control saplings and dotted lines for staked saplings.

2.4 Discussion

Mean values of height and diameter annual growths exhibited by saplings did not significantly differ between species, which is surprising knowing their growth rate in older stages as Flores (2005) has shown an annual diameter growth rate for *T. melinonii* twice as big as that for *D. guianensis* (0.69 vs. 0.31 cm.year⁻¹ for 10<D<15cm). Growth was well explained by the light index, mainly the height growth: the higher the light index, the higher the growth. Growth variations of *T. melinonii* seem more closely linked to light variations than those of *D. guianensis*, which could be the result of a lack of accuracy due to a shorter period of experiment for *D. guianensis*, but is also consistent with the known ecological habits of the two species: light-demanding for *T. melinonii*, and semi-shade-tolerant for *D. guianensis* (Favrichon 1995). However, the sensitivity of growths to light was not different between species which is consistent with other results on these species. Baraloto et al. (2005) have shown an increase of about 50% for the relative height growth rate of seedlings of *D. guianensis* (mean initial height: 12cm) between understorey (≈1% of the full sunlight) and gaps (≈10% of the full sunlight) and Coste (2007, pers. comm.), in a greenhouse experiment with young *T. melinonii* (mean initial height: 17cm), have shown the same range of increase between the lower and the upper light treatment: 5% and 20% of the full sunlight.

Unfortunately, to our knowledge, no comparable data are available concerning growth of these species under the same conditions.

The slenderness ratio analyses confirm previous results (van Gelder *et al.* 2006; Jaouen *et al.* 2007?) concerning mechanical buckling risk and shade tolerance of species: for the shade avoidant *T. melinonii*, slenderness was both very high and higher in poorer light conditions; for the more shade tolerant *D. guianensis*, slenderness was lower and quite independent of light conditions. The available data for *T. melinonii* under controlled conditions of light (Coste 2007, pers. comm.) show no significant differences of slenderness ratio between light levels but the highest light level in the greenhouse was lower than the highest ones of our experiment thus the range was narrower.

The global slenderness increase with light index in *Tachigali melinonii* was quite unexpected as high slenderness is associated with poor light availability. In our sample, at the sapling stage, light is certainly a great limiting factor for growth in the sample range of light conditions. Therefore, at this stage, whatever the light conditions, *T. melinonii* invests strongly in height growth rather than in diameter growth. Thus, slenderness generally increases, as much as growth is significant and light available. On the opposite, and according to our initial hypotheses, although not highly constrained by light at the beginning of the experiment, *D. guianensis* slenderness of control plants significantly decreases in better light conditions. In this species, light conditions are not so limiting and the better light conditions allow a stronger investment in radial growth.

For both species, because of a high variability of growth, we did not find any significant effect of the treatment on growth variables, even when removing the basic effects of the covariable “light”. However, slenderness increase of *T. melinonii*, when growth is the greatest in the best light conditions, tends to be higher for staked plants. These results are consistent with thigmomorphogenetic effects usually observed in controlled conditions (Holbrook & Putz 1989; Telewski & Pruyn 1998; Mitchell 2003). Moreover, they are consistent with the results of Holbrook and Putz (1989) who have shown, on younger *Liquidambar styraciflua*, that slenderness was governed by light foraging more than by the presence of a stake. This behavior should be typical of heliophilic species where the investment in height growth is a priority. On the opposite, for *D. guianensis*, the treatment modified the way light influences growth or slenderness: for staked plants, diameter growth was no longer significantly higher in the better light conditions, and so slenderness did not decrease anymore.

From experiments reported in the literature, there is no doubt that both thigmo- (Jaffe *et al.* 2002) and photomorphogenetic (Messier & Nikinmaa 2000; Poorter 2001) effects on tree

growth exist with interactive effects as thigmo-sensitivity increases with light unavailability (Pappas & Mitchell 1982; Holbrook & Putz 1989; Rowe & Speck 2005), so that the poorness of some of our statistical results is very likely explainable by the high variability of a lot of uncontrolled factors in natural conditions. However, the aim of our work was precisely to discuss in natural conditions the ecological relevance of the interactive sensitivity of growth to light and staking, as ecophysiological traits mainly involved in growth changes. Then we conclude that, even if thigmo- and photo- morphogenetic effects on tree growth allocation are well known, they may not be the main explanation of high intra-specific variations of slenderness observed in saplings of most of the species (Yamada *et al.* 2006; Jaouen *et al.* 2007?). Nevertheless, some methodological aspects could have biased this conclusion as the choice of the staking device to induce thigmomorphogenetic effects and the Dawkins index as a measurement of light availability. Without using cumbersome protocols as measurements of light changes with space and time around each leaf of each plant, a better characterization of light should be done through a preliminary analysis of the significance of Dawkins index in terms of patterns of light intensity and quality, taking into account previous results about the puzzling question of light micro-climate indirect characterization in tropical rainforest understorey (Ferment *et al.* 2001). Moreover, thigmomorphogenesis implied a perception of a mechanical environment that is to be quantified (as light microclimate) (Coutand *et al.* 1997). Here, the staking treatment is supposed to simulate the effect of an external support as it prevents the plant from any sway and bending. However, the branches remains free so maybe the mechanical constraints induced by their movements, due to some wind or to contact with animals and other plants, reduce the relative effects of the stake on the whole plant mechanical stress. Actually, wide branch climbers as *T. melinonii*, supposed to take benefit from the thigmomorphogenetic process to increase their investment in height growth, are attached by branches, and not staked on a mast (Rowe *et al.* 2006).

Although poorly statistically significant, our results suggest that the semi-tolerant species, for which usual poor light conditions are not so limiting, is more sensitive to the staking treatment than the pure heliophilic species for which the investment in height growth is a priority. Therefore, according to the initial hypothesis, differences of thigmomorphogenetic responses may exist between species according to the species light demand. However, up to now, their ecological relevance is not obvious as the more sensitive species is not the climber *T. melinonii* but the very self supporting *D. guianensis* for which the staked treatment does not correspond to a common natural situation.

3. CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous n'avons pas pu vérifier notre hypothèse de sensibilité thigmomorphogénétique supérieure pour *T. melinonii*. Cependant, les différences de réaction trouvées entre espèces laissent envisager une diversité de réactions thigmomorphogénétiques qui nécessiterait une étude plus approfondie. Il faudrait d'une part comparer les réactions d'un échantillon d'espèces en conditions contrôlées afin d'identifier et de quantifier ces différences. Il faudrait ensuite, à partir de ces résultats, une mise en relation avec l'écologie des espèces par mesure des performances pour les traits identifiés dans des gradients de conditions naturelles et confrontation avec d'autres traits connus.

Conclusion Générale

Conclusion générale et perspectives

1. CONTEXTE DE L'ETUDE

La prise de conscience collective de l'intérêt et de la fragilité de la biodiversité durant les dernières décennies a généré de nombreuses études scientifiques visant à mieux comprendre les écosystèmes et leur fonctionnement afin de mieux les préserver. Ces études ont permis notamment de mettre en évidence que le fonctionnement des écosystèmes ne repose pas uniquement sur leur richesse en espèces mais surtout sur la diversité fonctionnelle de ces espèces (Loreau *et al.* 2001; Petchey & Gaston 2006) c'est-à-dire sur la diversité de la réalisation des fonctions essentielles et annexes par les espèces composant les communautés. La réalisation de ces fonctions varie selon les capacités des espèces, les conditions environnementales, le stade de développement des individus. La combinaison du mode de réalisation des différentes fonctions constitue la stratégie de l'espèce.

En forêt tropicale humide, la biodiversité des espèces végétales ligneuses est particulièrement élevée et la structure forestière dense (Richards *et al.* 1996; Puig 2001). Il en découle une forte stratification verticale des ressources, notamment de la lumière (Chazdon & Fetcher 1984). Les individus en phase juvénile, donc en phase critique d'installation, qui sont les futurs piliers du couvert forestier, expriment des stratégies écologiques contrastées dépendant principalement de leurs besoins en lumière. De nombreux auteurs affirment que ces contrastes sont générés par des différences de propriétés foliaires (Sterck *et al.* 2006; Poorter *et al.* 2007). Il est cependant évident que cela ne permet pas de décrire complètement les caractéristiques spécifiques induisant l'expression de stratégies contrastées car la surface foliaire, assimilatrice de lumière et génératrice de matière, doit être portée, positionnée, orientée et conduite au travers des strates successives. Ceci implique la réalisation des fonctions biomécaniques essentielles que sont le soutien et la stabilité de la structure, l'orientation et la correction de la position des axes et l'adaptation de la croissance à l'environnement mécanique.

A l'origine de ce travail de thèse, l'hypothèse suivante a donc été émise que la réalisation de ces fonctions biomécaniques se faisait de façons diverses selon les capacités des espèces, leurs préférences écologiques et leur tempérament, ce dernier reposant notamment sur le degré d'affinité pour le risque (Oldeman & Van Dijk 1991). L'objectif était donc d'étudier ces stratégies biomécaniques chez de jeunes arbres du sous-bois tropical humide. Dans ce contexte, l'expression de stratégies contrastées est attendue de par la forte restriction de la

ressource lumineuse et sa stratification verticale qui font que la croissance en hauteur est une condition *sine qua non* de réussite de l'installation mais la restriction des ressources fait qu'elle ne peut se réaliser qu'avec peu de matière. L'agencement de cette biomasse (forme, répartition, qualité des tissus) est donc considéré comme un point clé des stratégies biomécaniques.

2. APPORTS ET PERSPECTIVES METHODOLOGIQUES POUR LES ETUDES BIOMECHANIQUES A L'ECHELLE DES COMMUNAUTES

Cette thèse a permis la mise au point de méthodologies d'étude de ces stratégies biomécaniques à grande échelle grâce à la définition de traits fonctionnels pertinents. Ces traits sont le degré d'autoportance et la performance gravitropique. Le degré d'autoportance a déjà largement été utilisé en écologie sous le terme de « facteur de sécurité » au flambement. Notre travail a permis d'améliorer sa définition (Chapitre II, article 1), en prenant notamment en compte des facteurs de défilement (jusqu'à présent les travaux écologiques considéraient tous les arbres comme cylindriques) et de répartition des masses (jusqu'à présent les travaux écologiques négligeaient le poids des branches et des feuilles, et considéraient une densité du bois constante). La performance gravitropique (Chapitre III) est quelque chose de beaucoup plus novateur et traduit l'aptitude de l'individu ou de l'espèce à réparer une inclinaison initiale faible qui deviendrait vite catastrophique avec les géométries observées. Nous avons ainsi démontré que le gravitropisme est un processus majeur sans lequel le port arborescent n'est possible et durable qu'au prix d'un investissement beaucoup plus fort dans la croissance en épaisseur que ce qui est observé, et qu'il faut s'attendre à de fortes différences de performance du processus entre espèces. Nous nous sommes alors interrogés sur comment quantifier ces différences. Une approche expérimentale (et diachronique) – étudier le redressement de plants artificiellement stimulés – semble le plus naturel mais dans l'environnement tropical, il est difficile de tester des plants assez âgés (au stade juvénile et non plus plantule) sauf à avoir des expérimentations de long terme (plusieurs années au moins). Une étude de ce type en serre sur des plantules a été réalisée dans le cadre d'un stage de Master 2 (et n'est pas relatée dans la thèse, faisant l'objet d'un travail indépendant en cours d'analyse et de publication). Une autre approche, dérivée de l'étude des autocontraintes du bois, serait d'étudier les déformations de maturation et la formation de bois de tension en conditions naturelles et de façon rétrospective (synchronique); elle aurait l'intérêt d'éviter les suivis de long terme mais reste destructive. Nous n'avons pas pu conduire ce travail dans cette thèse, mais celui ci est en cours dans le cadre du projet ANR Woodiversity. Ces études

expérimentales ou destructives ont un coût (en temps notamment) et seront difficiles à mettre en place sur de gros échantillons d'arbres et d'espèces. Nous avons donc proposé une première méthode de quantification de la performance gravitropique spécifique au travers d'un trait défini à partir des caractéristiques de l'espèce (facteur de forme, répartition des masses, rigidité du bois, allométries entre diamètre et hauteur ou masse totale) et des inclinaisons observées (de façon non destructive sur un vaste échantillon). Ce trait de performance est la différence entre l'inclinaison observée en moyenne dans les classes de diamètre étudiées les plus élevées et l'inclinaison théorique qu'atteindrait l'arbre moyen de l'espèce, s'il avait poussé sans aucune possibilité de réaction gravitropique, à partir d'une inclinaison initiale égale à celle observée en moyenne dans les classes de diamètre étudiées les plus faibles.

3. LA VARIABILITE INTER- ET INTRA- SPECIFIQUE DES TRAITS

Les traits fonctionnels biomécaniques prennent en compte les effets conjoints et éventuellement compensatoires de la géométrie des troncs, du chargement ou de la perturbation mécanique, et des propriétés du bois, grâce à l'utilisation de modélisations pertinentes. Notre problème a été de mesurer les traits élémentaires de géométrie, chargement et propriétés du bois avec la précision et l'échantillonnage pertinent pour mettre en évidence des différences entre espèces. Le problème ne se résume pas à une simple analyse de sensibilité *a priori* des modèles mécaniques où l'on évaluerait, pour chaque paramètre élémentaire pris un à un, la variation sur le trait global occasionnée par une variation de 10 ou 20% du paramètre. Il faut avoir une idée préalable de la variabilité de chaque trait au sein de la diversité des espèces. En effet, que signifie d'étudier une variation de 20% pour un trait qui resterait très constant entre espèces ? De fait, certains traits - comme la densité du bois - sont moins variables intraspécifiquement que d'autres - comme les facteurs géométriques - qui sont très variables entre individus. Cela nous a conduits à imaginer des échantillonnages emboîtés avec des mesures géométriques non destructives sur de nombreux individus et des mesures destructives en nombre plus restreint pour caractériser d'autres traits au niveau spécifique.

Ainsi, nous avons montré, pour le degré d'autoportance (ou risque de flambement), que, dans la gamme de taille utilisée, la densité du bois, le coefficient de défilement du tronc (évolution du diamètre avec la hauteur) et celui de distribution de la biomasse totale de l'arbre (donc indirectement de la position du centre de gravité) peuvent être déterminés au niveau spécifique. En revanche, l'élancement des troncs (rapport entre hauteur et diamètre à une

certaine puissance pour prendre en compte les effets de taille dans le trait fonctionnel considéré (pour le degré d'autoportance, le facteur d'élancement pertinent est H^3/D^2)) ressort comme le trait lié à la plasticité des individus à leur environnement et à l'ontogénie. L'élancement est d'autant plus fort que la perturbation du milieu est forte et la modulation du facteur de risque par le milieu se fait par ce biais. Au niveau individuel, la variation du degré d'autoportance est donc essentiellement due aux variations du facteur d'élancement, alors qu'au niveau spécifique, elle est due aux variations de propriétés du bois, de forme du tronc et de distribution de la biomasse.

Concernant les performances gravitropiques, les inclinaisons observées restent toujours faibles (les arbres contrôlent leur verticalité) alors que vus leur élancement, leur masse portée et leur rigidité de bois, ils devraient, sans réaction active, se retrouver fortement ployés. De ce fait, la performance gravitropique des espèces à faible rigidité de bois et à centre de gravité élevé devrait nécessairement être plus élevée.

4. TRAITS, STRATEGIES BIOMECHANIQUES ET TEMPERAMENTS ECOLOGIQUES

Les fonctions et processus biomécaniques étudiés reposent donc sur des traits dont les valeurs varient entre espèces et, pour certains, entre individus. Les traits spécifiques élémentaires sont corrélés entre eux montrant notamment que les espèces aux bois les plus denses sont aussi celles qui ont les troncs les plus coniques et les centres de gravité les plus bas. La corrélation de ces propriétés entraîne le fait que ces espèces expriment des risques de flambement plus faibles que les espèces aux bois plus légers, aux troncs plus cylindriques et aux centres de gravité plus hauts. Cependant, la plus forte prise de risque de ces dernières s'accompagne de plus grandes performances gravitropiques. En effet, la performance gravitropique est surtout liée à une sensibilité plus ou moins grande des espèces à la perturbation (fléchissement) sous l'effet du poids propre et non pas à des différences d'inclinaison constatées, de ce fait, les deux traits biomécaniques, sécurité au flambement et performance gravitropique, sont liés. Cette liaison semble logique à l'écologue habitué aux trade-offs entre sécurité et performance, elle n'a pourtant rien d'évident pour le mécanicien car les deux traits font *a priori* référence à des propriétés du bois – rigidité ou module d'élasticité et déformations de maturation – assez indépendantes. La relation est donc réellement d'ordre écologique : le risque pris est « calculé » car les plus fortes pertes d'équilibre (perturbation de la verticalité de la croissance) sont mieux compensées et réparées. Pour les espèces ayant la plus grande affinité pour le risque, la forte performance de progression verticale est réalisée par un investissement massif

de la biomasse dans la croissance en hauteur au détriment de la sécurité mécanique compensée par de fortes performances gravitropiques.

Les stratégies biomécaniques mises en évidence et les tempéraments identifiés correspondent, comme l'hypothèse en avait été faite, aux préférences écologiques des espèces. En effet, nous avons construit un indice reflétant l'environnement moyen des individus de chaque espèce, basé sur la quantité de surface terrière environnante. Les individus et espèces suivis dans ce travail sont donc caractérisés dans le contexte précis de l'étude ce qui permet une détermination adaptée de leurs préférences, les données classiquement disponibles étant le plus souvent basées sur des arbres adultes. Notre classification correspond bien à celles disponibles, à quelques exceptions près qui montrent les variations possibles durant l'ontogénie. Quoi qu'il en soit, il apparaît que les espèces ayant les plus fortes affinités pour les milieux plus ouverts sont également celles qui ont la plus forte affinité pour le risque et les plus fortes performances gravitropiques. Les espèces ayant donc les plus forts besoins en lumière, de par leurs propriétés foliaires, sont contraintes par la nécessité de progresser rapidement vers des strates plus éclairées. La faible quantité de lumière du sous-bois les pousse à construire des structures hautes mais avec peu de biomasse totale à allouer donc des structures élancées. Cette conformation n'est pas compensée par une forte rigidité du bois, qui renforcerait la stabilité de la structure, car la croissance rapide entraîne la production de bois légers. En revanche, cette susceptibilité à la perturbation de la verticalité est compensée par de meilleures performances gravitropiques, qui pourraient reposer, entre autres, sur le fait que le redressement d'un axe moins épais est plus aisé ou sur l'existence chez ces espèces à croissance rapide d'organes tels que des racines échasses ou contreforts capables de se mettre en place rapidement. Il y a donc compromis entre sécurité au flambement et capacités de réparation du aux caractéristiques des espèces.

5. ANALYSE EXPERIMENTALE DE LA DIVERSITE DE SENSIBILITE A L'ENVIRONNEMENT MECANIQUE

Nos observations en conditions naturelles nous ont permis de détecter une stratégie originale proche d'une stratégie lianescente, celle de *Tachigali melinonii*. Les individus de cette espèce sont fréquemment observés comme ayant franchi leur limite d'autoportance mais constituent cependant des individus matures structurant du couvert forestier donc cette stratégie serait un moyen d'économiser de la matière en utilisant les supports alentours pour assurer le soutien et investir massivement dans la progression verticale. Notre hypothèse a donc été que les individus de cette espèce avaient une sensibilité particulièrement forte à leur environnement

mécanique, leur permettant de réagir à la présence de supports potentiels. Nous avons donc cherché à faire une analyse expérimentale des réponses à la perception de l'environnement mécanique en créant un dispositif de tuteurage en milieu naturel, en échantillonnant des individus dans une large gamme d'environnements lumineux. L'expérimentation en conditions naturelles fait notamment que les facteurs jouant sur la croissance, autres que la présence/absence de tuteurs, ne sont pas contrôlés, mais la lumière perçue par chaque individu a été évaluée par un indice de type Dawkins et utilisée comme covariable dans les analyses. Parmi les deux espèces testées (*T. melinonii* et *D. guianensis*, une espèce hémitolérante à l'ombre et ne montrant pas d'individus non-autoportants donc *a priori* moins sensible à l'environnement mécanique pour ce point), c'est la croissance de l'espèce la plus tolérante à l'ombre qui semble la plus sensiblement modifiée par la présence d'un support artificiel. Ces résultats vont donc à l'encontre de notre hypothèse de sensibilité supérieure pour les espèces plus héliophiles. Cependant d'une part cette expérience aurait mérité un meilleur suivi/contrôle des autres facteurs de la croissance (lumière, sol ...) pour donner des résultats plus contrastés et sans doute aussi un suivi plus long afin de pouvoir détecter des effets plus nets. Pour la stratégie originale de *T. melinonii*, ce n'est donc pas la présence du support qui déclencherait le dépassement de la limite d'autoportance mais plutôt le pari qu'un support sera présent quand la limite sera franchie et que l'individu retombera dessus et pourra continuer son allongement. Quoi qu'il en soit, il apparaît donc que des stratégies originales existent et leur compréhension reste à approfondir. Ceci amène aux perspectives faisant suite à ce travail de thèse.

6. PERSPECTIVES

La diversité des comportements observés donne envie d'aller plus loin dans la compréhension des mécanismes sous-jacents et notamment dans la détermination des signaux perçus par les individus lors de leur développement en conditions naturelles et dans la précision des réponses qu'ils y apportent.

La diversité des degrés de risque de flambement, notamment au travers de la modulation de l'élancement, laisse supposer qu'en plus de l'attraction phototropique vers les strates supérieures, les individus perçoivent leur environnement mécanique mais est-ce par les branches (contacts avec les autres végétaux ou bien perception de vents plus ou moins forts), par les mouvements induits dans le tronc par le voisinage (mêmes causes), par l'intensité du gradient de lumière perçu par les différentes couches de feuilles ? Peut-on détecter, en conditions contrôlées, une réelle diversité de sensibilité thigmomorphogénétique entre espèces

qui expliquerait les observations en conditions naturelles ? L'expérience plutôt peu concluante du tuteurage du chapitre IV alors que *Tachigali melinonii* modifie à l'évidence ses propriétés et sa morphologie lorsqu'il est supporté nous amènerait aujourd'hui à repenser le dispositif.

Quelles sont les limites des variations d'élancement en situations extrêmes, les performances et la sécurité hydrauliques ou bien la taille minimale du houppier nécessaire et donc le chargement propre de la structure ?

Il serait également nécessaire de chercher à relier plus étroitement les traits biomécaniques à d'autres traits de l'écologie des espèces comme la survie, la reproduction. Il serait notamment intéressant d'étudier précisément le comportement post-flambement des jeunes arbres car dans l'immédiat, en l'absence d'information sur ce point, il est délicat de relier degré de sécurité au flambement et probabilité de survie. En effet, selon les cas, le flambement peut se traduire par un simple fléchissement ou plus dramatiquement par une rupture du tronc, ce qui est nettement moins récupérable. Ce genre de considérations entre complètement en compte dans l'intégration des stratégies biomécaniques dans les études écologiques.

Un résultat majeur de cette thèse est de démontrer que le gravitropisme est un processus important du port arborescent avec des performances nécessairement variables entre espèces. Il reste maintenant à mieux comprendre quels sont les processus sous-jacents du contrôle de la verticalité qui expliquent la diversité des performances. On pense naturellement à une diversité des performances du bois de tension, relative à une variabilité entre espèces des asymétries possibles de déformations de maturation. De fait, la diversité ultrastructurale des bois de tension est connue (Ruelle 2006) mais il reste à la relier à la diversité des performances gravitropiques. Par ailleurs, la performance gravitropique peut avoir d'autres sources de variation, liées aux asymétries de géométrie de la croissance en épaisseur, à la chronologie de mise en place, qu'il conviendra d'étudier conjointement. Quel est le rôle de l'ancrage dont la rigidité et l'asymétrie jouent peut être un rôle décisif dans certaines situations de réorientation ? Des questions viennent aussi sur la plasticité architecturale des espèces : on peut imaginer que la production de couronnes asymétriques soit un moyen de moduler la distribution des masses portées et donc de jouer sur la perturbabilité de la verticalité. Le modèle architectural de l'espèce, la vitesse de croissance, la morphologie (taille, masse) des feuilles laissent alors supposer une diversité interspécifique qui reste à tester.

Tous les résultats apportés par cette thèse ainsi que les perspectives proposées restent également à approfondir sur de plus larges échantillons donc de plus nombreuses espèces,

dans des gammes de milieux plus larges, avec un meilleur contrôle des conditions environnementales et sur des gammes de tailles plus vastes. De telles expérimentations permettraient de confirmer ou infirmer nos résultats, d'approfondir les notions de plasticité à l'environnement et à l'ontogénie, de mettre éventuellement en évidence de nouvelles combinaisons de traits donc de nouvelles stratégies originales comme nous avons pu le faire avec *T. melinonii*.

Enfin, à plus long terme, il est envisageable d'intégrer la diversité des stratégies biomécaniques dans les modélisations du fonctionnement des écosystèmes, notamment dans les modélisations visant à quantifier le carbone stocké dans le sens où les stratégies biomécaniques reposent à la fois sur la quantité de biomasse produite, la qualité (bois plus ou moins coûteux) et l'agencement de la biomasse (feuilles/bois). Ce travail ouvre donc des perspectives à la fois biomécaniques, écophysiologiques et écologiques.

Bibliographie

Bibliographie

- Aarssen, L. W., Schamp, B. S. and Pither, J. 2006. Why are there so many small plants? Implications for species coexistence. *Journal of Ecology* **94**: 569–580.
- Ackerly, D. D. and Cornwell, W. K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* **10**: 135-145.
- Agyeman, V. K., Swaine, M. D. and Thompson, J. 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology* **87**: 815-827.
- Aiba, S.-I. and Kohyama, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* **85**: 611-624.
- Alméras, T., Costes, E. and Salles, J.-C. 2004. Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties. *Annals of Botany* **93**: 455-468.
- Alméras, T., Thibaut, A. and Gril, J. 2005. Effect of circumferential heterogeneity of wood maturation strain, modulus of elasticity and radial growth on the regulation of stem orientation in trees. *Trees - Structure and Function* **19**: 457–467.
- Alpert, P. and Simms, E. L. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* **16**: 285-297.
- Alvarez-Buylla, E. R. and Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.
- Alvarez-Clare, S. 2005. *Biomechanical properties of tropical tree seedlings as a functional correlate of shade-tolerance*. PhD thesis, University of Florida,
- Alvarez-Clare, S. and Kitajima, K. 2007. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology* in press.
- Alves, L. F. and Santos, F. A. M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of tropical ecology* **18**: 245-260.
- Andersson-Gunneras, S., Hellgren, J. M., Björklund, S., Regan, S., Moritz, T. and Sundberg, B. 2003. Asymmetric expression of a poplar ACC oxidase controls ethylene production during gravitational induction of tension wood. *The Plant Journal* **34**: 339-349.
- Anten, N. P. R., Casado-Garcia, R. and Nagashima, H. 2005. Effects of mechanical stress and plant density on mechanical characteristics, growth, and lifetime reproduction of tobacco plants. *The American Naturalist* **166**: 650-660.
- Archer, R. R. 1986. *Growth stresses and strains in trees*. Springer-Verlag, E. Timell, Berlin, Germany.
- Badia, M. A., Constant, T., Mothe, F. and Nepveu, G. 2006. Tension wood occurrence in three cultivars of *Populus × euramericana*. Part I: Inter-clonal and intra-tree variability of tension wood. *Annals of Forest Science* **63**: 23-30.
- Baillères, H., Chanson, B., Fournier, M., Tollier, M. T. and Monties, B. 1995. Structure, composition chimique et retraits de maturation du bois chez des clones d'*Eucalyptus*. *Annales des sciences forestières* **52**: 157-172.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, R., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D. A., Patino, S.,

- Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M. and Vasquez Martinez, R. 2004.** Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* **10**: 545-562.
- Baraloto, C., Goldberg, D. E. and Bonal, D. 2005.** Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* **86**: 2461-2472.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. and Ferry, B. 2007.** Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* **88**: 478-489.
- Barbosa, R. I. and Fearnside, P. M. 2004.** Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* **199**: 115-123.
- Barigah, T. S., Imbert, P. and Huc, R. 1998.** Croissance et assimilation nette foliaire de jeunes plants de dix arbres de la forêt guyanaise, cultivés à cinq niveaux d'éclairement. *Annales des sciences forestières* **55**: 681-706.
- Barlow, P. W. 1995.** Gravity perception in plants : a multiplicity of systems derived by evolution ? *Plant, Cell and Environment* **18**: 951-962.
- Barret, J. and Vandé, M. 2001.** *Atlas illustré de la Guyane*. Publications Guyanaïses, IESG.
- Beismann, H., Schweingruber, F., Speck, T. and Körner, C. 2002.** Mechanical properties of spruce and beech wood grown in elevated CO₂. *Trees - Structure and Function* **16**: 511-518.
- Berkovich, Y. A., Smolyanina, S. O., Krivobok, N. M., Erokhin, A. N. and Ivanov, V. B. 2005.** Impact of the altered light vector relative to gravity vector on plant growth and development. *Advances in Space Research* **36**: 1319-1328.
- Biddington, N. L. 1986.** The effects of mechanically-induced stress in plants - a review. *Plant Growth Regulation* **4**: 103-123.
- Blanc, P. 2002.** *Être plante à l'ombre des forêts tropicales*. Nathan, Paris, France.
- Blancaflor, E. B., Fasano, J. M. and Gilroy, S. 1999.** Laser ablation of root cap cells : implications for models of graviperception. *Advances in space research* **24**: 731-738.
- Blancaflor, E. B. and Masson, P. H. 2003.** Plant Gravitropism. Unraveling the Ups and Downs of a Complex Process. *Plant Physiology* **133**: 1677-1690.
- Bloor, J. M. G. and Grubb, P. J. 2004.** Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional ecology* **18**: 337-348.
- Bohlman, S. and O'Brien, S. T. 2006.** Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 123-136.
- Bongers, F. and Sterck, F. J. 1998.** Architecture and development of rainforest trees : responses to light variation. In: D. M. Newbery, eds. *Dynamics of tropical communities*. Oxford, UK, Blackwell science. 125-162.
- Bonser, R. H. C. and Ennos, R. 1998.** Measurement of prestrain in trees: implications for the determination of safety factors. *Functional Ecology* **12**: 971-974.
- Boyd, J. D. 1972.** Tree growth stresses - Part V : Evidence of an origin in differentiation and lignification. *Wood science and technology* **6**: 251-262.
- Boyer, N. 1967.** Modifications de la croissance de la tige de Bryone (*Bryonia dioica*) à la suite d'irritations tactiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)* **264**: 2114-2117.
- Braam, J. 2005.** In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist* **165**: 373-389.

- Brancheriau, L., Baillères, H. and Guitard, D. 2002.** Comparison between modulus of elasticity values calculated using 3 and 4 point bending tests on wooden samples. *Wood Science and Technology* **36**: 367-383.
- Briand, C. H., Campion, S. M., Dzambo, D. A. and Wilson, K. A. 1999.** Biomechanical properties of the trunk of the devil's walking stick (*Aralia spinosa*, Araliaceae) during the crown-building phase: implications for tree architecture. *American journal of Botany* **86**: 1677-1682.
- Brokaw, N. V. L. 1985.** Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* **66**: 682-687.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. and West, G. B. 2004.** Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**: 1771-1789.
- Brüchert, F., Becker, G. and Speck, T. 2000.** The mechanics of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] : mechanical properties of standing trees from different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* **135**: 45-62.
- Brüchert, F. and Gardiner, B. A. 2006.** The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* **93**: 1512-1521.
- Cahill Jr., J. F., Castelli, J. P. and Casper, B. B. 2002.** Separate effects of human visitation and touch on plant growth and herbivory in an old-field community. *American Journal of Botany* **89**: 1401-1409.
- Cannell, M. G. R. and Morgan, J. 1987.** Young's modulus of sections of living branches and tree trunks. *Tree physiology* **3**: 355-364.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. and Yamakura, T. 2005.** Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* **145**: 87-99.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., ter Steege, H. and Webb, C. O. 2006.** Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* **16**: 2356-2367.
- Chazdon, R. L. 1988.** Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research* **18**: 1-63.
- Chazdon, R. L. and Fetcher, N. 1984.** Light environments of tropical forests. In: E. Medina, H. A. Mooney and C. Vazquez-Yanes eds. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. The Hague, Netherlands, Junk. 27-36.
- Chen, R., Rosen, E. and Masson, P. H. 1999.** Gravitropism in Higher Plants. *Plant Physiology* **120**: 343-350.
- Chiba, Y. and Shinozaki, K. 1994.** A Simple Mathematical Model of Growth Pattern in Tree Stems. *Annals of botany* **73**: 91-98.
- Clair, B., Fournier, M., Prévost, M.-F., Beauchêne, J. and Bardet, S. 2003.** Biomechanics of buttressed trees: bending strains and stresses. *American journal of Botany* **90**: 1349-1356.
- Clair, B., Ruelle, J., Beauchêne, J., Prévost, M.-F. and Fournier, M. 2006.** Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. *IAWA Journal* **27**: 329-338.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. 1992.** Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. *Ecological Monographs* **62**: 315-344.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. 1999.** Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* **9**: 981-997.

- Clarke, S. H. 1939.** Stresses and strains in growing timber. *Forestry* **13**: 68-79.
- Claussen, J. W. and Maycock, C. R. 1995.** Stem allometry in a North Queensland tropical rainforest. *Biotropica* **27**: 421-426.
- Collinet, F. 1997.** *Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale.* PhD thesis, Lyon I, Lyon
- Connell, J. H. 1978.** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Convention sur la diversité biologique, S. d. I. 2006.** *Perspectives mondiales de la diversité biologique, deuxième édition.* Montréal: 83 + viii
- Coomes, D. A. and Grubb, P. J. 1998.** A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional ecology* **12**: 426-435.
- Coomes, D. A. and Grubb, P. J. 1998.** Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient-starved amazonian rain forest. *ecology* **79**: 768-782.
- Coomes, D. A. and Grubb, P. J. 2003.** Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 283-291.
- Cordero, R. A. 1999.** Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiology* **19**: 153--163.
- Cordero, R. A. 2007.** Effects of Wind on the Allometry of Two Species of Plants in an Elfin Cloud Forest. *Biotropica* **39**: 177–185.
- Correll, M. J. and Kiss, J. Z. 2002.** Interactions between gravitropism and phototropism in plants. *Journal of Plant Growth Regulation* **21**: 89-101.
- Cosgrove, D. J. 1997.** Cellular mechanisms underlying growth asymmetry during stem gravitropism. *Planta* **203**: 130-135.
- Coste, S., Roggy, J.-C., Imbert, P., Born, C., Bonal, D. and Dreyer, E. 2005.** Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree physiology* **25**: 1127-1137.
- Coutand, C. 1999.** *Etude biomécanique de l'effet d'une flexion contrôlée sur la croissance primaire de la tige de tomate (Lycopersicon esculentum Mill.).* PhD thesis, Bordeaux I, Clermont-Ferrand
- Coutand, C., Fournier, M. and Moulia, B. 2007.** The gravitropic response of poplar trunks: key roles of prestressed wood regulation and the relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. *Plant physiology* **144**: 1166–1180.
- Coutand, C., Jaouen, G. and Moulia, B. 2003.** Kinematic analysis and modeling of the gravitropic response of artificially tilted poplars. Proceedings of the 4th plant biomechanics conference, East Lansing (Mi) USA, F. W. Telewski and F. W. Ewers.
- Coutand, C., Jeronimidis, G., Chanson, B. and Loup, C. 2004.** Comparison of mechanical properties of tension and opposite wood in *Populus*. *Wood science and technology* **38**: 11-24.
- Coutand, C., Julien, J.-L., Moulia, B., Mauget, J. C. and Guitard, D. 2000.** Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. *Journal of experimental botany* **51**: 1813-1824.
- Coutand, C. and Moulia, B. 2000.** Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. *Journal of experimental botany* **51**: 1825-1842.

- Coutand, C., Moulia, B., Frizot, N., Mauget, J. C. and Julien, J.-L. 1997.** An experimental method for quantitative characterization of plant thigmomorphogenesis. Proceedings of the Plant biomechanics, Reading, centre for biomimetics, G. Jeronimidis and J. F. V. Vincent.
- Craine, J. M. 2005.** Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* **93**: 1041–1052.
- Crook, M. J. and Ennos, R. 1996.** Mechanical Differences Between Free-standing and Supported Wheat Plants, *Triticum aestivum* L. *Annals of Botany* **77**: 197-202.
- Dajoz, R. 2000.** *Précis d'écologie. 8e édition.* Dunod.
- Dalling, J. W. and Hubbell, S. P. 2002.** Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 557-568.
- Darwin, C. 1859.** *On the origin of species, by means of natural selection.* John Murray, London, UK.
- Darwin, C. 1881.** *The power of movement in plants.*
- Davies, S. J. and Ashton, P. S. 1999.** Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* **86**: 1786-1795.
- Dawkins, H. C. 1958.** *The management of natural tropical highforests with special reference to Uganda,* Imperial Forestry Institute, University of Oxford: p. 155
- de Castro, F., Williamson, G. B. and de Jesus, R. M. 1993.** Radial variation in the wood specific gravity of *Joannesia princeps*: the roles of age and diameter. *Biotropica* **25**: 176-182.
- de Graaf, N. R., Poels, R. L. H. and Van Rompaey, R. S. A. R. 1999.** Effect of silvicultural treatment on growth and mortality of rainforest in Surinam over long periods. *Forest Ecology and Management* **124**: 123-135.
- Dean, T. J., Roberts, S. D., Gilmore, D. W., Maguire, D. A., Long, J. N., O'Hara, K. L. and Seymour, R. S. 2002.** An evaluation of the uniform stress hypothesis based on stem geometry in selected North American conifers. *Trees - Structure and Function* **16**: 559-568.
- Debi, B. R., Chhun, T., Taketa, S., Tsurumi, S., Xia, K., Miyao, A., Hirochika, H. and Ichii, M. 2005.** Defects in root development and gravity response in the *aem1* mutant of rice are associated with reduced auxin efflux. *Journal of Plant Physiology* **162**: 678-685.
- Demenois, J. and Brunaux, O. 2005.** *Rapport national, Guyane française.* Evaluation des ressources forestières mondiales. D. d. forêts. Rome, Italia, FAO: 45p
- Derycke, M. 2006.** *Stratégies biomécaniques de croissance et diversité spécifique des capacités de redressement gravitropique.* PhD thesis, Université Henri Poincaré, Nancy I, France
- Diaz, S. and Cabido, M. 2001.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646-655.
- Digby, J. and Firn, R. D. 1995.** The gravitropic set-point angle (GSA): the identification of an important developmentally controlled variable governing plant architecture. *Plant, Cell and Environment* **18**: 1434-1440.
- Digby, J. and Firn, R. D. 2002.** Light modulation of the gravitropic set-point angle (GSA). *Journal of experimental botany* **53**: 377-381.
- Downes, G. M., Beckers, E. P. J., Turvey, N. D. and Porada, H. 1993.** Strength and structure of stems from fast grown *Pinus radiata*. *Trees - Structure and Function* **7**: 131-136.

- Du, S. and Yamamoto, F. 2007.** An Overview of the Biology of Reaction Wood Formation. *Journal of Integrative Plant Biology* **49**: 131-143.
- EcoFoG, U. 2003.** *Rapport d'activités scientifiques*. Kourou, French Guiana: 36p
- Edelmann, H. G., Sabovljevic, A., Njio, G. and Roth, U. 2005.** The role of auxin and ethylene for gravitropic differential growth of coleoptiles and roots of rye- and maize seedlings. *Advances in Space Research* **35**.
- Elishakoff, I. and Rollet, O. 1999.** New closed-form solutions for buckling of a variable stiffness column by Mathematica. *Journal of sound and vibration* **224**: 172-182.
- Enquist, B. J. 2002.** Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree physiology* **22**: 1045-1064.
- Esmon, C. A., Tinsley, A. G., Ljung, K., Sandberg, G., Hearne, L. B. and Liscum, E. 2006.** A gradient of auxin and auxin-dependent transcription precedes tropic growth responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**: 236-241.
- Espinoza, J. A. 2004.** Within-tree density gradients in *Gmelina arborea* in Venezuela. *New Forest* **28**: 309-317.
- Esser, M. H. M. 1946.** Tree trunks and branches as optimum mechanical supports of the crown. I. The trunk. *Bulletin of Mathematical Biophysics* **8**: 65-74.
- Evans, M. L. 1991.** Gravitropism: Interaction of Sensitivity Modulation and Effector Redistribution. *Plant Physiology* **95**: 1-5.
- Falster, D. S. 2003.** *Plant height strategies*. PhD thesis, Macquarie University, Australia
- Falster, D. S. 2006.** Sapling strength and safety: the importance of wood density in tropical forests. *New Phytologist* **171**: 237-239.
- Falster, D. S. and Westoby, M. 2003.** Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* **158**: 509-525.
- FAO. 2005.** *Situation des forêts du monde en 2005*. N. Unies. Rome, FAO: 166
- Fasano, J. M., Massa, G. D. and Gilroy, S. 2002.** Ionic Signaling in Plant Responses to Gravity and Touch. *Journal of Plant Growth Regulation* **21**: 71-88.
- Favrichon, V. 1994.** Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *La Terre et la Vie, Revue d'Ecologie Appliquée* **49**: 379-403.
- Favrichon, V. 1995.** *Modèle matriciel déterministe en temps discret : application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, France
- Fearnside, P. M. 1997.** Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* **90**: 59-87.
- Ferment, A., Picard, N., Gourlet-Fleury, S. and Baraloto, C. 2001.** A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of forest science* **58**: 877-891.
- Firn, R. D. and Digby, J. 1979.** A study of the autotropic straightening reaction of a shoot previously curved during geotropism. *Plant, Cell and environment* **2**: 149-154.
- Firn, R. D., Wagstaff, C. and Digby, J. 2000.** The use of mutants to probe models of gravitropism. *Journal of experimental botany* **51**: 1323-1340.

- Fischer, K. and Schopfer, P. 1997.** Interaction of auxin, light, and mechanical stress in orienting microtubules in relation to tropic curvature in the epidermis of maize coleoptiles. *Protoplasma* **196**: 108-116.
- Fisher, J. B. 1975.** Eccentric Secondary Growth in Cordyline and Other *Agavaceae* (Monocotyledonae) and its Correlation with Auxin Distribution. *American Journal of Botany* **62**: 292-302.
- Fisher, J. B. and Marler, T. E. 2006.** Eccentric growth but no compression wood in a horizontal stem of *Cycas micronesica* (Cycadales). *IAWA Journal* **27**: 377-382.
- Fisher, J. B. and Mueller, R. J. 1983.** Reaction anatomy and reorientation in leaning stems of balsa (*Ochroma*) and papaya (*Carica*). *Canadian journal of botany* **61**: 880-887.
- Fisher, J. B. and Stevenson, J. W. 1981.** Occurrence of reaction wood in branches of Dicotyledons and its role in tree architecture. *Botanical Gazette* **142**: 82-95.
- Flores, O. 2005.** *Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion*. PhD thesis, Université de Montpellier II, Sciences et techniques du Languedoc, France
- Flores, O., Gourlet-Fleury, S. and Picard, N. 2006.** Local disturbance, forest structure and dispersal effects on sapling distribution of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest. *Acta Oecologica* **29**: 141-154.
- Forest, L., Padilla, F., Martinez, S., Demongeot, J. and San Martin, J. 2006.** Modelling of auxin transport affected by gravity and differential radial growth. *Journal of Theoretical Biology* **241**: 241-251.
- Fourcaud, T., Blaise, F., Lac, P., Castéra, P. and de Reffye, P. 2003.** Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees. II. Implementation in the AMAPpara software and simulation of tree growth. *Trees - Structure and Function* **17**: 31-39.
- Fourcaud, T. and Lac, P. 2003.** Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees. I. An incremental static finite element formulation. *Trees - Structure and Function* **17**: 23-30.
- Fournier, M., Baillères, H. and Chanson, B. 1994.** Tree biomechanics : growth, cumulative prestresses, and reorientations. *Biomimetics* **2**: 229-252.
- Fournier, M., Chanson, B., Thibaut, B. and Guitard, D. 1994.** Mesure des déformations résiduelles de croissance à la surface des arbres, en relation avec leur morphologie. Observations sur différentes espèces. *Annales des sciences forestières* **51**: 249-266.
- Fournier, M., Stokes, A., Coutand, C., Fourcaud, T. and Moulia, B. 2006.** Tree Biomechanics and Growth Strategies in the Context of Forest Functional Ecology. In: A. Herrel, T. Speck and N. P. Rowe.eds. *Ecology and biomechanics. A Mechanical Approach to the Ecology of Animals and Plants*, Taylor and Francis CRC Press.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D. and Luczak, C. 2004.** *Écosystèmes. Structure, Fonctionnement, Évolution*. Dunod.
- Gachet, C. 2003.** *Inventaire et hiérarchisation de paramètres structuraux et ultrastructuraux de la variabilité intra spécifique de certaines propriétés mécano physiques des tissus ligneux*. PhD thesis, Université Bordeaux I, France
- Gallenmüller, F., Rowe, N. P. and Speck, T. 2004.** Development and growth form of the neotropical liana *Croton nuntians*: the effect of light and mode of attachment on the biomechanics of the stem. *Journal of plant growth regulation* **23**: 83-97.
- Garth Smith, W. G. 1988.** Analytic solutions for tapered columns buckling. *Computers and Structures* **28**: 677-681.
- Gause, G. F. 1934.** *The struggle for existence*. Dover Phoenix Editions.

- Gavin, D. G. and Peart, D. R. 1999.** Vegetative life history of a dominant rain forest canopy tree. *Biotropica* **31**: 288-294.
- Givnish, T. J. 2002.** Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology* **16**: 213-242.
- Gourlet-Fleury, S. 1997.** *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon I, France
- Gourlet-Fleury, S. 1998.** Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Annales des Sciences Forestières* **55**: 623-654.
- Gourlet-Fleury, S. 2000.** *Dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française), Aperçus sur l'état et la dynamique des peuplements 13 ans après installation*. Cirad. Kourou: 253
- Gourlet-Fleury, S. 2002.** Régénération de l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff., Caesalpinaceae) en Guyane française. Rapport final projet Ecofor, Cirad.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J.-G., Blanc, L. and Picard, N. 2005.** Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management* **209**: 69-86.
- Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.-M. and Laroussinie, O. 2004.** *Ecology and management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, France.
- Gourlet-Fleury, S. and Houllier, F. 2000.** Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **131**: 269-289.
- Greenhill, A. G. 1881.** Determination of the greatest height consistent with stability that a vertical pole or mast can be made, and the greatest height to which a tree of given proportions can grow. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* **4**: 65-73.
- Grime, J. P. 1977.** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**: 1169-1193.
- Grime, J. P. 1998.** Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 902-910.
- Grime, J. P. 2001.** *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. J. W. a. Sons, Chichester.
- Grolig, F., Eibel, P., Schimek, C., Schapat, T., Dennison, D. S. and Galland, P. A. 2000.** Interaction between Gravitropism and Phototropism in Sporangiophores of *Phycomyces blakesleeanus*. *Plant physiology* **123**: 765-776.
- Guitard, D. 1987.** *Mécanique du matériau bois et composites*. Cépaduès, Toulouse, France.
- Guitard, D. and El amri, F. 1987.** Modèles prévisionnels de comportement élastique tridimensionnel pour les bois feuillus et les bois résineux. *Annales des sciences forestières* **44**: 335-358.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S. and Pitterman, J. 2005.** Efficiency versus safety tradeoffs for water conduction in Angiosperm vessels versus Gymnosperm Tracheids. In: M. N. Holbrook and M. Zwieniecki.eds. *Vascular Transport in Plants*. Amsterdam, ELSEVIER Academic Press.
- Hangarter, R. P. 1997.** Gravity, light and plant form. *Plant, Cell and Environment* **20**: 796-800.
- Hejnowicz, Z. 1967.** Some observations on the mechanism of orientation movement of woody stems. *American journal of Botany* **54**: 684-689.

- Hellgren, J. M., Olofsson, K. and Sundberg, B. 2004.** Patterns of Auxin Distribution during Gravitational Induction of Reaction Wood in Poplar and Pine. *Plant Physiology* **135**: 212-220.
- Henry, H. A. L. and Aarssen, L. W. 1997.** On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos* **80**: 575-582.
- Henry, H. A. L. and Aarssen, L. W. 1999.** The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* **2**: 89-97.
- Henry, H. A. L. and Thomas, S. C. 2002.** Interactive effects of lateral shade and wind on stem allometry, biomass allocation, and mechanical stability in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *American Journal of Botany* **89**: 1609-1615.
- Hik, D. S., Brown, M., Dabros, A., Weir, J. and Cahill Jr., J. F. 2003.** Prevalence and predictability of handling effects in field studies: results from field experiments and a meta-analysis. *American Journal of Botany* **90**: 270-277.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P. and Thompson, K. 1999.** Allocating C-S-R functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* **85**: 282-294.
- Holbrook, M. N. and Putz, F. E. 1989.** Influence of neighbors on tree form : effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American journal of Botany* **76**: 1740-1749.
- Hoson, T. 1999.** Interaction of gravity with other environmental factors in growth and development : an introduction. *Advances in space research* **23**: 1971-1974.
- Huang, Y. S., Chen, S. S., Lin, T. P. and Chen, Y. S. 2001.** Growth stress distribution in leaning trunks of *Cryptomeria japonica*. *Tree physiology* **21**: 261-266.
- Ibarra-Manriquez, G. and Martinez-Ramos, M. 2002.** Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**: 91-112.
- Iino, M. 2006.** Toward understanding the ecological functions of tropisms: interactions among and effects of light on tropisms. *Current Opinion in Plant Biology* **9**: 89-93.
- Iwasa, Y., Cohen, D. and Leon, J. A. 1984.** Tree height and crown shape, as results of competitive games. *Journal of Theoretical Biology* **112**: 279-297.
- Jaffe, M. J. 1973.** Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* **114**: 143-157.
- Jaffe, M. J., Leopold, A. C. and Staples, R. C. 2002.** Thigmo responses in plants and fungi. *American Journal of Botany* **89**: 375-382.
- James, K. R., Haritos, N. and Ades, P. K. 2006.** Mechanical stability of trees under dynamic loads. *American Journal of Botany* **93**: 1522-1530.
- Jaouen, G., Alméras, T., Coutand, C. and Fournier, M. 2007.** How to determine sapling buckling risk with only a few measurements. *American Journal of Botany* **94**: 1583-1593.
- Jaouen, G., Alméras, T. and Fournier, M. 2007?** Species differ in mechanical design safety and plasticity, relatively to ecological strategies in the tropical rain forest understory. *New Phytologist* **submitted**.
- Joseleau, J.-P., Imai, T., Kuroda, K. and Ruel, K. 2004.** Detection in situ and characterization of lignin in the G-layer of tension wood fibres of *Populus deltoides*. *Planta* **219**: 338-345.
- Jourez, B. and Avella-Shaw, T. 2003.** Effet de la durée d'application d'un stimulus gravitationnel sur la formation de bois de tension et de bois opposé dans de jeunes pousses de peuplier (*Populus euramericana* cv 'Ghoy'). *Annals of forest science* **60**: 31-41.

- Jourez, B., Riboux, A. and Leclercq, A. 2001.** Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*populus euramericana* cv "ghoy"). *IAWA Journal* **22**: 133-157.
- Jourez, B., Riboux, A. and Leclercq, A. 2001.** Comparison of basic density and longitudinal shrinkage in tension wood and opposite wood in young stems of *Populus euramericana* cv. Ghoy when subjected to a gravitational stimulus. *Canadian journal of forest research* **31**: 1676-1683.
- Karrenberg, S., Blaser, S., Kollmann, J., Speck, T. and Edwards, P. J. 2003.** Root anchorage of saplings and cuttings of woody pioneer species in a riparian environment. *Functional Ecology* **17**: 170-177.
- Keller, J. B. and Niordson, F. I. 1966.** The tallest column. *Indiana University Mathematics Journal* (ex. *Journal of Mathematics and Mechanics*) **16**: 433-446.
- Keller, R. 1994.** *Le bois matériau d'ingénierie*. Arbolor, P. Jodin, Lorraine, France.
- Kennard, D. K. 1998.** Biomechanical properties of tree saplings and free-standing lianas as indicators of susceptibility to logging damage. *Forest Ecology and Management* **102**: 179-191.
- Kern, K. A., Ewers, F. W., Telewski, F. W. and Koehler, L. 2005.** Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. *Tree physiology* **25**: 1243-1251.
- Kher, K., Greening, J. P., Hatton, J. P., Novak Frazer, L. and Moore, D. J. P. 1992.** Kinetics and mechanics of stem gravitropism in *Coprinus cinereus*. *Mycological research* **96**: 817-824.
- King, D. A. 1981.** Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia* **51**: 351-356.
- King, D. A. 1986.** Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* **67**: 980-990.
- King, D. A. 1987.** Load bearing capacity of understory treelets of a tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey botanical club* **114**: 419-428.
- King, D. A. 1990.** Allometry of saplings and understory trees of a panamanian forest. *Functional Ecology* **4**: 27-32.
- King, D. A. 1991.** Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Functional ecology* **5**: 485-492.
- King, D. A. 1993.** Growth history of a neotropical tree inferred from the spacing of leaf scars. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 525-532.
- King, D. A. 1994.** Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American journal of Botany* **81**: 948-957.
- King, D. A. 1996.** Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 25-44.
- King, D. A. 2001.** Stem orientation is related to growth rate, leaf dimensions, and the deciduous habit in temperate forest saplings. *Canadian journal of botany* **79**: 1282-1291.
- King, D. A., Davies, S. J., Noor, N. S. M. and Tan, S. 2005.** Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional ecology* **19**: 445-453.
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S. and Noor, N. S. M. 2006.** The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* **94**: 670-680.
- King, D. A. and Loucks, O. L. 1978.** The theory of tree bole and branch form. *Radiation and environmental biophysics* **15**: 141-165.

- King, D. A. and Maindonald, J. H. 1999.** Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *Journal of Ecology* **87**: 1012-1024.
- Kitajima, K. 2002.** Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology* **16**: 433-444.
- Kläring, H.-P. 1999.** Effects of non-destructive mechanical measurements on plant growth: a study with sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Scientia Horticulturae* **81**: 369-375.
- Kneitel, J. M. and Chase, J. M. 2004.** Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* **7**: 69-80.
- Kohyama, T. 1991.** A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology* **5**: 83-90.
- Kohyama, T. and Hotta, M. 1990.** Significance of allometry in tropical saplings. *Functional ecology* **4**: 515-521.
- Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T. and Kubo, T. 2003.** Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* **91**: 797-806.
- Kollmann, F. F. P. and Cote, W. A. J. 1968.** *Principles of wood science and technology. I. Solid wood.* Allen & Unwin, Berlin, Germany.
- Kucera, L. J. and Phipps, W. R. 1977.** Growth eccentricity and reaction anatomy in branchwood of *Drimys winteri* and five native New Zealand trees. *New Zealand Journal of Botany* **15**: 517-524.
- Küppers, M. 1989.** Ecological significance of aboveground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 375-379.
- Kutschera, U. 2001.** Gravitropism of axial organs in multicellular plants. *Advances in space research* **27**: 851-860.
- Lambers, H., Pons, T. L. and Stuart Chapin, F. 1998.** *Plant physiological ecology.* Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Lambers, H. and Poorter, H. 1992.** Inherent variation in growth rate between higher plants : a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**: 187-260.
- Langham, D. G. 1941.** The Effect of Light on Growth Habit of Plants. *American Journal of Botany* **28**: 951-956.
- Laroze, S. 1988.** *Mécanique des structures. Tome 2: Poutres.* Eyrolles Masson.
- Larson, P. R. 1963.** Stem form development of forest trees. *Forest Science Monograph* **5**: 1-42.
- Lavorel, S. and Garnier, E. 2002.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. and Forbes, T. D. A. 1997.** Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 474-478.
- Lawton, R. O. 1984.** Ecological Constraints on Wood Density in a Tropical Montane Rain Forest. *American Journal of Botany* **71**: 261-267.
- Lee, B. K. and Oh, S. J. 2000.** Elastica and buckling load of simple tapered columns with constant volume. *International Journal of Solids and Structures* **37**: 2507-2518.

- Li, Q. S. 2001.** Exact solutions for buckling of non-uniform columns under axial concentrated and distributed loading. *European Journal of Mechanics, A/Solids* **20**: 485-500.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. and Wardle, D. A. 2001.** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- MacArthur, R. H. 1960.** On the relative abundance of species. *The American Naturalist* **94**: 25-36.
- MacArthur, R. H. and Levins, R. 1964.** Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **51**: 1207-1210.
- MacArthur, R. H. and Levins, R. 1967.** The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* **101**: 377-385.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967.** *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Mailly, D., Turbis, S. and Pothier, D. 2003.** Predicting basal area increment in a spatially explicit, individual tree model: a test of competition measures with black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 435-443.
- Massa, G. D. and Gilroy, S. 2003.** Touch modulates gravity sensing to regulate the growth of primary roots of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* **33**: 435-445.
- Matsuzaki, J., Masumori, M. and Tange, T. 2006.** Stem Phototropism of Trees: A Possible Significant Factor in Determining Stem Inclination on Forest Slopes. *Annals of Botany* **98**: 573-581.
- Mattheck, C. 1990.** Engineering Components grow like trees. *Materialwissenschaft und Werkstofftechnik* **21**: 143-168.
- Mattheck, C. 1990.** Why they grow, how they grow: the mechanics of trees. *Arboricultural journal* **14**: 1-17.
- Mattheck, C. 1995.** Biomechanical optimum in woody stems. In: B. L. Gartner, eds. *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*, Academic press. 440.
- Mattheck, C., Bethge, K. and Schäfer, J. 1993.** Safety factors in trees. *Journal of Theoretical Biology* **165**: 185-189.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. and Westoby, M. 2006.** Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* **21**: 178-185.
- McMahon, T. A. 1973.** Size and shape in biology. Elastic criteria impose limits on biological proportions, and consequently on metabolic rates. *Science* **179**: 1201-1204.
- McMahon, T. A. and Kronauer, R. E. 1976.** Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology* **59**: 443-466.
- Menalled, F. D. and Kelty, M. J. 2001.** Crown structure and biomass allocation strategies of three juvenile tropical tree species. *Plant Ecology* **152**: 1-11.
- Meskauskas, A., Novak Frazer, L. and Moore, D. J. P. 1999.** Mathematical modelling of morphogenesis in fungi : a key role for curvature compensation ("autotropism") in the local curvature distribution model. *New phytologist* **143**: 387-399.
- Messier, C. and Nikinmaa, E. 2000.** Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Ecoscience* **7**: 345-356.
- Meyer-Berthaud, B., Scheckler, S. E. and Wendt, J. 1999.** *Archaeopteris* is the earliest known modern tree. *Nature* **398**: 700-701.

- Mitchell, S. J. 2003.** Effects of mechanical stimulus, shade, and nitrogen fertilization on morphology and bending resistance in Douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1602-1609.
- Molino, J.-F. and Sabatier, D. 2001.** Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Science* **294**: 1702-1704.
- Montgomery, R. A. and Chazdon, R. L. 2002.** Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* **131**: 165-174.
- Moravie, M.-A., Durand, M. and Houllier, F. 1999.** Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* **117**: 221-240.
- Morgan, J. and Cannell, M. G. R. 1994.** Shape of tree stems - a re-examination of the uniform stress hypothesis. *Tree physiology* **14**: 49-62.
- Morneau, F. 2007.** *Effets d'un gradient d'engorgement hydrique sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane Française)*. PhD thesis, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts, Nancy
- Mosbrugger, V. 1990.** *The Tree Habit in Land Plants. A Functional Comparison of Trunk Constructions with a Brief Introduction into the Biomechanics of Trees*. Springer-Verlag, S. Bhattacharji, G. M. Friedman, H. J. Neugebauer and A. Seilacher.
- Moulia, B. 2007.** *Biomécanique adaptative de la croissance et du déploiement spatial des végétaux*. Rapport de demande d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université Blaise Pascal: 96p
- Moulia, B., Coutand, C. and Lenne, C. 2006.** Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany* **93**: 1477-1489.
- Moulia, B. and Fournier, M. 1993.** Plant Mechanical Design, Part I: a review of the theoretical bases. In: B. Thibaut, eds. *Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre (compilation de 5 séminaires)*, LMGM, USTL Montpellier. 31.
- Moulia, B. and Fournier, M. 1997.** Optimal mechanical design of plant stems: the models behind the allometric power laws. Proceedings of the Plant Biomechanics, Reading, Centre for Biomimetics, G. Jeronimidis and J. F. V. Vincent.
- Muday, G. K. 2001.** Auxins and Tropisms. *Journal of plant growth regulation* **20**: 226-243.
- Muller-Landau, H. C. 2004.** Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *Biotropica* **36**: 20-32.
- Myers, A. B., Firn, R. D. and Digby, J. 1994.** Gravitropic sign reversal - a fundamental feature of the gravitropic perception or response mechanisms in some plant organs. *Journal of experimental botany* **45**: 77-83.
- Niklas, K. J. 1988.** Biophysical limitations on plant form and evolution. In: L. D. Gottlieb and S. K. Jain, eds. *Plant Evolutionary Biology*. London, Chapman and Hall. 185-220.
- Niklas, K. J. 1992.** *Plant Biomechanics: an Engineering Approach to Plant Form and Function*. University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas, K. J. 1993.** Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Annals of botany* **72**: 173-179.
- Niklas, K. J. 1993.** The scaling of plant height : A comparison among major plant clades and anatomical grades. *Annals of botany* **72**: 165-172.

- Niklas, K. J. 1994.** Interspecific allometries of critical buckling height and actual plant height. *American journal of Botany* **81**: 1275-1279.
- Niklas, K. J. 1995.** Plant height and the properties of some herbaceous stems. *Annals of Botany* **75**: 133-142.
- Niklas, K. J. 1995.** Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of botany* **75**: 217-227.
- Niklas, K. J. 1997.** Mechanical Properties of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) wood. Size and Age-dependent Variations in Sap- and Heartwood. *Annals of Botany* **79**: 265-272.
- Niklas, K. J. 1998.** The influence of gravity and wind on land plant evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology* **102**: 1-14.
- Niklas, K. J. 1999.** Changes in the factor of safety within the superstructure of a dicot tree. *American Journal of Botany* **86**: 688-696.
- Niklas, K. J. 1999.** The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* **86**: 465-469.
- Niklas, K. J. and Spatz, H.-C. 2004.** Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **101**: 15661-15663.
- Niklas, K. J., Spatz, H.-C. and Vincent, J. F. V. 2006.** Plant biomechanics: an overview and prospectus. *American Journal of Botany* **93**: 1369-1378.
- O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R. and Foster, R. B. 1995.** Diameter, Height, Crown, and Age Relationship in Eight Neotropical Tree Species. *Ecology* **76**: 1926-1939.
- Okuyama, T., Yamamoto, H., Yoshida, M., Hattori, Y. and Archer, R. R. 1994.** Growth stresses in tension wood : role of microfibrils and lignification. *Annals of forest science* **51**: 291-300.
- Oldeman, R. A. A. 1972.** *Thèse de Doctorat d'état : L'architecture de la forêt guyanaise*. PhD thesis, Université Montpellier II. Sciences et techniques du Languedoc, France
- Oldeman, R. A. A. 1974.** Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et la Vie, Revue d'Ecologie Appliquée* **28**: 487-520.
- Oldeman, R. A. A. 1990.** *Forest: elements of silvology*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Oldeman, R. A. A. and Van Dijk, J. 1991.** Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore and M. Hadley, eds. *Rain forest regeneration and management*. Paris, France, UNESCO and The Parthenon publishing group. 21-65.
- Ollivier, M., Baraloto, C. and Marcon, E. 2007.** A trait database for Guianan rain forest trees permits intra and inter-specific contrasts. *Annals of Forest Science* **64**: 781-786.
- Orbovic, V. and Poff, K. L. 1997.** Interaction of light and gravitropism with nutation of hypocotyls of *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Growth Regulation* **23**: 141-146.
- Osunkoya, O. O., Sheng, T. K., Mahmud, N.-A. and Damit, N. 2007.** Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island. *Austral Ecology* **32**: 191-201.
- Pappas, T. and Mitchell, C. A. 1982.** Mechanical stress regulation of growth and photosynthetic productivity of *Glycine max* /L./ Merr. cv Wells II under different environmental regimes (soybean plant growth retardation by shaking and rubbing). *Physiologist* **25**: S135-136.
- Parker, G. A. and Maynard Smith, J. 1990.** Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* **348**: 27-33.

- Pearcy, R. W., Muraoka, H. and Valladares, F. 2005.** Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* **166**: 791-800.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2006.** Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741–758.
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A. and Vasquez, R. 1994.** Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **91**: 2805-2809.
- Plomion, C., Leprovost, G. and Stokes, A. 2001.** Wood Formation in Trees. *Plant Physiology* **127**: 1513–1523.
- Poorter, L. 1998.** *Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light and water availability*. PhD thesis, Utrecht University, the Netherlands
- Poorter, L. 1999.** Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology* **13**: 396-410.
- Poorter, L. 2001.** Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* **15**: 113–123.
- Poorter, L. and Bongers, F. 2006.** Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* **87**: 1733–1743.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J. and Wöll, H. 2003.** Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* **84**: 602-608.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J. and Wöll, H. 2005.** Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* **93**: 256–267.
- Poorter, L., Bongers, L. and Bongers, F. 2006.** Architecture of 54 moist-forest tree species traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* **87**: 1289-1301.
- Poorter, L. and Kitajima, K. 2007.** Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* **88**: 1000–1011.
- Poorter, L. and Rose, S. A. 2005.** Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* **142**: 378–387.
- Poorter, L., Sterck, F. J. and Bongers, F. 2007.** Leaf traits, trade-offs and plant performance across rain forest species. Proceedings of the ANR project BRIDGE, Kourou, French Guiana, J. Chave, C. Baraloto and E. Marcon.
- Pruyn, M. L., Ewers, B. J. and Telewski, F. W. 2000.** Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation. *Tree Physiology* **20**: 535–540.
- Puig, H. 2001.** *La forêt tropicale humide*. Belin, A. Reynal-Roques.
- Read, J. and Stokes, A. 2006.** Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany* **93**: 1546-1565.
- Rich, P. M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S. R., Palmer, M. W. and Short, L. 1986.** Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey botanical club* **113**: 241-246.
- Richards, P. W., Walsh, R. P. D., Baillie, I. C. and Grieg-Smith, P. 1996.** *The tropical rain forest. An ecological study. Second edition*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Rijkers, T., Pons, T. L. and Bongers, F. 2000.** The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* **14**: 77–86.
- Rorabaugh, P. A. and Salisbury, F. B. 1989.** Gravitropism in Higher Plant Shoots. *Plant Physiology* **91**: 1329-1338.
- Rowe, N. P., Isnard, S., Gallenmüller, F. and Speck, T. 2006.** Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an ecological perspective. In: A. Herrel, T. Speck and N. P. Rowe.eds. *Ecology and biomechanics. A Mechanical Approach to the Ecology of Animals and Plants*, Taylor and Francis CRC Press.
- Rowe, N. P. and Speck, T. 1998.** Biomechanics of plant growth forms: the trouble with fossil plants. *Review of Palaeobotany and Palynology* **102**: 43-62.
- Rowe, N. P. and Speck, T. 2005.** Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New phytologist* **166**: 61-72.
- Rueda, R. and Williamson, G. B. 1992.** Radial and Vertical Wood Specific Gravity in *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. (*Bombacaceae*). *Biotropica* **24**: 512-518.
- Ruelle, J. 2006.** *Analyse de la diversité du bois de tension de 3 espèces d'angiospermes de forêt tropicale humide de Guyane Française*. PhD thesis, Université des Antilles et de la Guyane, Cayenne
- Ruelle, J., Clair, B., Beauchêne, J., Prévost, M.-F. and Fournier, M. 2006.** Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 2. Comparison of some anatomical and ultrastructural criteria. *IAWA Journal* **27**: 341-376.
- Sabatier, D. and Prévost, M.-F. 1989.** Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* **219**: 31-55.
- Sack, F. D. 1991.** Plant gravity sensing. *International Review of Cytology* **127**: 193-252.
- Saiki, M., Fujita, H., Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., Yamashita, M. and Hoson, T. 2005.** Cellular basis for the automorphic curvature of rice coleoptiles on a three-dimensional clinostat: possible involvement of reorientation of cortical microtubules. *Journal of Plant Research* **118**: 199–205.
- Salisbury, F. B. 1993.** Gravitropism : changing ideas. *Horticultural review* **15**: 233-278.
- Salisbury, F. B., Gillespie, L. and Rorabaugh, P. A. 1988.** Gravitropism in Higher Plant Shoots V. Changing sensitivity to auxin. *Plant Physiology* **88**: 1186-1194.
- Salisbury, F. B. and Ross, C. W. 1992.** *Plant physiology, 4th edition*. Wadsworth Publishing Company, J. S. Carey, Belmont, California (USA).
- Schnitzer, S. A. and Bongers, F. 2002.** The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 223-230.
- Schnitzer, S. A. and Carson, W. P. 2001.** Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* **82**: 913-919.
- Scurfield, G. 1967.** The ultrastructure of reaction wood differentiation. *Holzforschung* **21**: 6-13.
- Sellier, D. 2004.** *Analyse numérique du comportement mécanique d'arbres sous sollicitation aérodynamique turbulente*. PhD thesis, Bordeaux I, France
- Sheil, D., Salim, A., Chave, J., Vancley, J. and Hawthorne, W. D. 2006.** Illumination–size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology* **94**: 494-507.

- Shukla, R. P. and Ramakrishnan, P. S. 1986.** Architecture and Growth Strategies of Tropical Trees in Relation to Successional Status. *Journal of Ecology* **74**: 33-46.
- Sierra-de-Grado, R., Moulia, B., Fournier, M., Alia, R. and Diez-Barra, R. 1997.** Genetic control of stem form in *Pinus pinaster* Ait. seedlings exposed to lateral light. *Trees - Structure and Function* **11**: 455-461.
- Sinnott, E. W. 1952.** Reaction wood and the regulation of tree form. *American journal of Botany* **39**: 69-78.
- Sone, K., Noguchi, K. and Terashima, I. 2006.** Mechanical and ecophysiological significance of the form of a young *Acer rufinerve* tree: vertical gradient in branch mechanical properties. *Tree Physiology* **26**: 1549-1558.
- Spatz, H.-C. 2000.** Greenhill's formula for the critical Euler buckling length revisited. Proceedings of the 3rd Plant Biomechanics Conference, Freiburg-Badenweiler, Georg Thieme Verlag Stuttgart, H.-C. Spatz and T. Speck.
- Spatz, H.-C. and Brüchert, F. 2000.** Basic biomechanics of self-supporting plants: wind loads and gravitational loads on a Norway spruce tree. *Forest Ecology and Management* **135**: 33-44.
- Spatz, H.-C. and Speck, O. 2002.** Oscillation frequencies of tapered plant stems. *American Journal of Botany* **89**: 1-11.
- Speck, T. 1994.** A biomechanical method to distinguish between self-supporting and non self-supporting fossil plants. *Review of Palaeobotany and Palynology* **81**: 65-82.
- Sposito, T. C. and Santos, F. A. M. 2001.** Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (*Cecropiaceae*) species of Brazil. *American Journal of Botany* **88**: 939-949.
- Stepine, P. 1986.** *Résistance des matériaux*. Editions MIR, Moscou, Russie.
- Sterck, F. J. and Bongers, F. 1998.** Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American journal of Botany* **85**: 266-272.
- Sterck, F. J. and Bongers, F. 2001.** Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* **89**: 1-13.
- Sterck, F. J., Bongers, F. and Newbery, D. M. 2001.** Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* **153**: 279-292.
- Sterck, F. J., Poorter, L. and Schieving, F. 2006.** Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist* **167**: 758-765.
- Sterck, F. J., Schieving, F., Lemmens, A. and Pons, T. L. 2005.** Performance of trees in forest canopies: explorations with a bottom-up functional-structural plant growth model. *New Phytologist* **166**: 827-843.
- Suzuki, E. 1999.** Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rainforest trees. *Ecological Research* **14**: 211-224.
- Swaine, M. D., Lieberman, D. and Putz, F. E. 1987.** The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* **3**: 359-366.
- Swaine, M. D. and Whitmore, T. C. 1988.** On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**: 81-86.
- Tarui, Y. and Iino, M. 1999.** Gravitropism and phototropism of oat coleoptiles: post-tropic autostraightening and tissue shrinkage during tropism. *Advances in Space Research* **24**: 743-753.

- Tateno, M. and Bae, K. 1990.** Comparison of lodging safety factor of untreated and succinic acid 2,2-dimethylhydrazide-treated shoots of mulberry tree. *Plant Physiology* **92**: 12-16.
- Telewski, F. W. 2006.** A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *American Journal of Botany* **93**: 1466-1476.
- Telewski, F. W. and Pruyn, M. L. 1998.** Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. *Tree Physiology* **18**: 65-68.
- Thibaut, B., Chanson, B., Fournier, M. and Gril, J. 1993.** Quelques aspects de la mécanique du bois. *Bulletin du groupe français de mécanique et matériaux* **10**: 11-18.
- Thomas, S. C. 1996.** Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American journal of Botany* **83**: 556-566.
- Thomas, S. C. 1996.** Relative size at onset of maturity in rain forest trees: a comparative analysis of 37 Malaysian species. *Oikos* **76**: 145-154.
- Thomas, S. C. and Bazzaz, F. A. 1999.** Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in malaysian rain forest trees. *Ecology* **80**: 1607-1622.
- Turner, I. M. 2001.** *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, P. S. Ashton, S. P. Hubbell, D. H. Janzen, P. H. Raven and P. B. Tomlinson.
- Uggla, C., Moritz, T., Sandberg, G. and Sundberg, B. 1996.** Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **93**: 9282-9286.
- Valladares, F., Skillman, J. B. and Pearcy, R. W. 2002.** Convergence in light captures efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* **89**: 1275-1284.
- Van der Meer, P. J., Sterck, F. J. and Bongers, F. 1998.** Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 119-137.
- van Gelder, H. A., Poorter, L. and Sterck, F. J. 2006.** Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* **171**: 367-378.
- Veneklaas, E. J. and Poorter, L. 1998.** Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. In: H. Lambers, H. Poorter and M. M. I. Van Vuuren.eds. *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, The Netherlands, Backhuys. 337-361.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892.
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S. and Westoby, M. 2006.** Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**: 259-291.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M. L., Garnier, E. and Eriksson, O. 1999.** Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609-620.
- Welden, C. W., Hewett, S. W., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1991.** Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* **72**: 35-50.
- Westoby, M. 1998.** A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213-227.
- Wiemann, M. C. and Williamson, G. B. 1988.** Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood and Fiber science* **20**: 344-349.

- Wiemann, M. C. and Williamson, G. B. 1989.** Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science* **35**: 197-210.
- Wilson, B. F. and Archer, R. R. 1979.** Tree design : some biological solutions to mechanical problems. *Bioscience* **29**: 293-298.
- Wilson, B. F. and Gartner, B. L. 1996.** Lean in red alder (*Alnus rubra*) : growth stress, tension wood, and righting response. *Canadian journal of forest research* **26**: 1951-1956.
- Wilson, J. B. and Lee, W. G. 2000.** C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos* **91**: 77-96.
- Woodcock, D. W. and Shier, A. D. 2002.** Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. *Trees - Structure and Function* **16**: 437-443.
- Woodcock, D. W. and Shier, A. D. 2003.** Does Canopy Position Affect Wood Specific Gravity in Temperate Forest Trees? *Annals of botany* **91**: 529-537.
- Yamada, T., Ngakan, O. P. and Suzuki, E. 2005.** Differences in growth trajectory and strategy of two sympatric congeneric species in an indonesian floodplain forest. *American journal of Botany* **92**: 45-52.
- Yamada, T. and Suzuki, E. 1996.** Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Journal of Plant Research* **109**: 211-217.
- Yamada, T., Tan, S. and Yamakura, T. 2006.** Interspecific patterns underlying variations in allometric relationship of sympatric Sterculiaceae species in a Bornean rainforest. *Trees - Structure and Function* **20**: 186-195.
- Yoda, K. 1974.** Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of west Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* **24**: 247-254.
- Yoshizawa, N., Okamoto, Y. and Idei, T. 1986.** Righting movement and xylem development in tilted young conifer trees. *Wood and fiber science* **18**: 579-589.

Annexes

Annexes

1. ANNEXE A : ETABLISSEMENT DE LA FORMULE DE CALCUL DE LA HAUTEUR CRITIQUE DE FLAMBEMENT D'UNE POUTRE

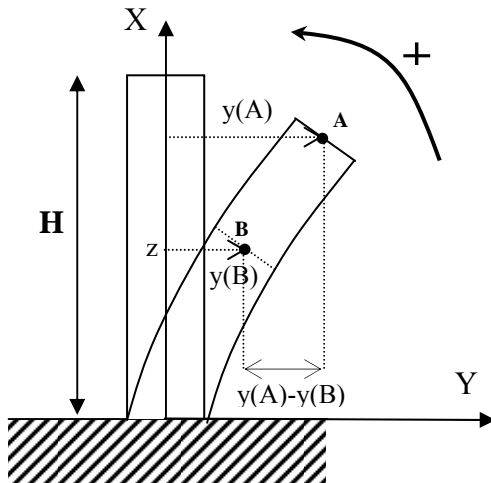
D'après Greenhill (1881), le calcul de la hauteur critique de flambement d'un arbre se fait à partir du modèle d'une poutre à l'encastrement parfait¹², soumise uniquement à son poids propre, ayant un module longitudinal d'élasticité E constant, une masse spécifique uniforme et une loi de défilement du type¹³ :

$$r(z) = r_0 \cdot \frac{(H - z)^n}{H^n} \quad (1)$$

Où z est la profondeur dans la poutre (*ie* la distance du sommet de la poutre au point considéré), $r(z)$ le rayon de la poutre à la hauteur z , H la longueur totale de la poutre, n une constante propre à chaque forme et r_0 le rayon de la poutre à la base.

La fonction $y(z)$ représente la flèche¹⁴ de la poutre au niveau z , sa dérivée première représente donc l'inclinaison de la poutre par rapport à la verticale et sa dérivée seconde la courbure de la poutre toujours au niveau z . Le but de ce calcul est de déterminer la hauteur limite au-delà de laquelle la poutre flamberait *ie* rejoindrait un équilibre différent de la verticale.

Si la poutre fléchit, on a :



Remarque : Le bras de levier d'une section située au-dessus de z , par rapport à la section en z , est égal à la différence entre les flèches de la section considérée et de la section en z .

¹² Pour les définitions relatives à la mécanique des poutres, voir la troisième partie du chapitre I.

¹³ La résolution se fait ici en considérant que la répartition de la biomasse est homogène afin de simplifier les calculs. Le modèle complet (défilement+répartition de la biomasse) est par contre utilisé dans le chapitre II. Cet annexe a pour objet de montrer la construction et le mode de résolution du modèle.

¹⁴ La flèche correspond à la distance entre la section z et l'axe vertical, dans ce cas.

Au niveau z , le moment fléchissant est :

$$M_z = E \cdot I_z \cdot C_z = E \cdot \frac{\pi \cdot r(z)^4}{4} \cdot \frac{d^2 y(z)}{dz^2} \quad (2)$$

Où I_z est l'inertie de la section et C_z est la courbure provoquée par la flexion.

La masse spécifique de la poutre est constante, la masse d'une tranche de la poutre dépend donc de r , et par conséquent de z :

$$\frac{d\Omega(z)}{dz} = -\omega \cdot \pi \cdot r(z)^2 = -\omega \cdot \pi \cdot r_0^2 \cdot \left(\frac{H-z}{H} \right)^{2n} \quad (3)$$

Où $d\Omega(z)$ est la masse d'une tranche et ω la masse spécifique de la poutre.

Par intégration de z à H , on obtient la masse portée par une tranche de la poutre située à une hauteur z ie la masse de la partie de la poutre située entre z et H :

$$\Omega(z) = \pi \cdot r_0^2 \cdot \omega \cdot \frac{(H-z)^{(2n+1)}}{(2n+1) \cdot H^{2n}} \quad (4)$$

D'après la figure ci-dessus, le moment exercé par le tronçon [AB] sur la tranche au niveau z est égal à la somme de z à H des moments exercés par chaque tranche dz constituant [AB], donc :

$$E \cdot \frac{\pi \cdot r(z)^4}{4} \cdot \frac{d^2 y(z)}{dz^2} = \int_z^H \left(\frac{d\Omega(\xi)}{d\xi} \cdot (y(\xi) - y(z)) \cdot d\xi \right) \quad (5)$$

Rq : le moment s'exerce dans le sens opposé au sens trigonométrique donc positif, donc, d'après (3), on a :

$$E \cdot \frac{\pi \cdot r(z)^4}{4} \cdot \frac{d^2 y(z)}{dz^2} = \int_z^H \left(\omega \cdot \pi \cdot r(z)^2 \cdot (y(\xi) - y(z)) \cdot d\xi \right) \quad (6)$$

On pose d'une part $p(z) = \frac{dy(z)}{dz}$ (7) et $x = H - z$ (8) :

$$E \cdot \frac{\pi}{4} \cdot r(x)^4 \cdot \frac{dp(x)}{dx} = \int_x^0 \left[(y(\xi) - y(x)) \cdot \omega \cdot \pi \cdot r(\xi)^2 \cdot d\xi \right] \quad (9)$$

En dérivant par rapport à x :

$$E \cdot \frac{\pi}{4} \cdot \frac{d}{dx} \left(r(x)^4 \cdot \frac{dp(x)}{dx} \right) = -\omega \cdot \pi \cdot \frac{d}{dx} \left(\int_x^0 y(\xi) \cdot r(\xi)^2 \cdot d\xi - y(x) \int_x^0 (r(\xi)^2 \cdot d\xi) \right) \quad (10)$$

Et en posant :

$$r(x) = r_0 \cdot \frac{x^n}{H^n} = \lambda \cdot x^n \text{ avec } \lambda = \frac{r_0}{H^n}$$

On a :

$$E \frac{\pi}{4} \lambda^4 \frac{d}{dx} \left(x^{4n} \cdot \frac{dp(x)}{dx} \right) = -\omega \pi \left[-y(x)r(x)^2 - y(x)(-r(x)^2) - \frac{dy(x)}{dx} \int_x^0 (r(\xi)^2 d\xi) \right] \quad (11)$$

$$E \cdot \frac{\pi}{4} \cdot \lambda^4 \cdot \left[4n \cdot x^{4n-1} \cdot \frac{dp(x)}{dx} + x^{4n} \cdot \frac{d^2 p(x)}{dx^2} \right] = \omega \cdot \pi \cdot \frac{dy(x)}{dx} \cdot \int_x^0 (r(\xi)^2 \cdot d\xi) \quad (12)$$

$$E \cdot \frac{\pi}{4} \cdot \lambda^4 \cdot \left[4n \cdot x^{4n-1} \cdot \frac{dp(x)}{dx} + x^{4n} \cdot \frac{d^2 p(x)}{dx^2} \right] = \omega \cdot \pi \cdot \lambda^2 \cdot \frac{dy(x)}{dx} \cdot \int_x^0 (\xi^{2n} \cdot d\xi) \quad (13)$$

$$E \cdot \frac{\pi}{4} \cdot \lambda^4 \cdot \left[4n \cdot x^{4n-1} \cdot \frac{dp(x)}{dx} + x^{4n} \cdot \frac{d^2 p(x)}{dx^2} \right] = \omega \cdot \pi \cdot \lambda^2 \cdot p(x) \cdot \left[\frac{1}{2n+1} \cdot \xi^{2n+1} \right]_x^0 \quad (14)$$

$$\frac{E \cdot \pi \cdot \lambda^4}{4} \cdot x^{4n} \cdot \frac{d^2 p(x)}{dx^2} + E \cdot \pi \cdot \lambda^4 \cdot n \cdot x^{4n-1} \cdot \frac{dp(x)}{dx} + \frac{\omega \cdot \pi \cdot \lambda^2}{2n+1} \cdot x^{2n+1} \cdot p(x) = 0 \quad (15)$$

$$x^{4n} \cdot \frac{d^2 p(x)}{dx^2} + 4n \cdot x^{4n-1} \cdot \frac{dp(x)}{dx} + \frac{4 \cdot \omega \cdot x^{2n+1}}{\lambda^2 \cdot E \cdot (2n+1)} \cdot p(x) = 0 \quad (16)$$

En multipliant par $x^{(2-4n)}$:

$$x^2 \cdot \frac{d^2 p(x)}{dx^2} + 4n \cdot x \cdot \frac{dp(x)}{dx} + \frac{4 \cdot \omega \cdot x^{3-2n}}{\lambda^2 \cdot E \cdot (2n+1)} \cdot p(x) = 0 \quad (17)$$

Pour résoudre ces équations, on utilise le changement de variable suivant :

$$p(x) = x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot U(x) \quad (18)$$

On a donc :

$$\frac{dp(x)}{dx} = \frac{1-4n}{2} \cdot x^{\frac{-1-4n}{2}} \cdot U(x) + x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot \frac{dU(x)}{dx}$$

et

$$\frac{d^2 p(x)}{dx^2} = \frac{(1-4n) \cdot (-1-4n)}{2} \cdot x^{\frac{-3-4n}{2}} \cdot U(x) + (1-4n) \cdot x^{\frac{-1-4n}{2}} \cdot \frac{dU(x)}{dx} + x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot \frac{d^2 U(x)}{dx^2}$$

En remplaçant dans (17), on obtient :

$$x^2 \cdot \frac{d^2 U(x)}{dx^2} + x \cdot \frac{dU(x)}{dx} + \left(\frac{(4n-1) \cdot (4n+1)}{4} - 2n \cdot (4n-1) + \frac{4\omega}{\lambda^2 \cdot E \cdot (2n+1)} \cdot x^{(3-2n)} \right) \cdot U(x) = 0$$

$$x^2 \cdot \frac{d^2 U(x)}{dx^2} + x \cdot \frac{dU(x)}{dx} - \frac{(4n-1)^2}{4} \cdot U(x) + \frac{4\omega}{\lambda^2 \cdot E \cdot (2n+1)} \cdot x^{(3-2n)} \cdot U(x) = 0 \quad (19)$$

On pose :

$$t^2 = x^{(3-2n)} \text{ donc } t = x^{\frac{3-2n}{2}} \text{ et } x = t^{\frac{2}{3-2n}} \text{ donc } x^2 = t^{\frac{4}{3-2n}}$$

$$\frac{dt}{dx} = \frac{3-2n}{2} \cdot x^{\frac{1-2n}{2}} = \frac{3-2n}{2} \cdot t^{\frac{1-2n}{3-2n}}$$

$$\frac{dU(x)}{dx} = \frac{dU(t)}{dt} \cdot \frac{dt}{dx} = \frac{3-2n}{2} \cdot t^{\frac{1-2n}{3-2n}} \cdot \frac{dU(t)}{dt} \quad (20)$$

$$\frac{d^2U(x)}{dx^2} = \frac{d}{dt} \left(\frac{3-2n}{2} \cdot t^{\frac{1-2n}{3-2n}} \cdot \frac{dU(t)}{dt} \right) \cdot \frac{dt}{dx}$$

$$\text{Donc } \frac{d^2U(x)}{dx^2} = \frac{(3-2n) \cdot (1-2n)}{4} \cdot t^{\frac{-1-2n}{3-2n}} \cdot \frac{dU(t)}{dt} + \frac{(3-2n)^2}{4} \cdot t^{\frac{2-4n}{3-2n}} \cdot \frac{d^2U(t)}{dt^2}$$

En remplaçant dans (19) :

$$\left[t^{\frac{4}{3-2n}} \cdot \left(\frac{(3-2n) \cdot (1-2n)}{4} \cdot t^{\frac{-1-2n}{3-2n}} \cdot \frac{dU(t)}{dt} + \frac{(3-2n)^2}{4} \cdot t^{\frac{2-4n}{3-2n}} \cdot \frac{d^2U(t)}{dt^2} \right) \right]$$

$$+ \left[t^{\frac{2}{3-2n}} \cdot \left(\frac{3-2n}{2} \cdot t^{\frac{1-2n}{3-2n}} \cdot \frac{dU(t)}{dt} \right) \right] + \left[\left(\frac{4 \cdot \omega}{\lambda^2 \cdot E \cdot (2n+1)} \cdot t^2 - \frac{(4n-1)^2}{4} \right) \cdot U(t) \right] = 0$$

Donc

$$\left(\frac{3-2n}{2} \right)^2 \cdot t^2 \cdot \frac{d^2U(t)}{dt^2} + \left(\frac{3-2n}{2} \right) \cdot t \cdot \frac{dU(t)}{dt} + \left(\frac{4 \cdot \omega}{E \cdot \lambda^2 \cdot (2n+1)} \cdot t^2 - \left(\frac{4n-1}{2} \right)^2 \right) \cdot U(t) = 0$$

En simplifiant :

$$t^2 \cdot \frac{d^2U(t)}{dt^2} + t \cdot \frac{dU(t)}{dt} + \left(\frac{16 \cdot \omega}{E \cdot \lambda^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2} \cdot t^2 - \left(\frac{4n-1}{3-2n} \right)^2 \right) \cdot U(t) = 0 \quad (21)$$

L'équation (21) a la forme d'une équation de Bessel de première espèce du type :

$$t^2 \cdot \frac{d^2U(t)}{dt^2} + t \cdot \frac{dU(t)}{dt} + (\kappa^2 \cdot t^2 - \nu^2) \cdot U(t) = 0$$

$$\text{avec : } \kappa^2 = \frac{16 \cdot \omega}{E \cdot \lambda^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2} \text{ et } \nu = \frac{4n-1}{3-2n}$$

Cette équation a pour solution :

$$U(t) = A \cdot J_\nu(\kappa t) + B \cdot J_{-\nu}(\kappa t) \text{ donc } U(x) = A \cdot J_\nu \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right) + B \cdot J_{-\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right)$$

Or d'après (7), (8) et (18), on a :

$$U(x) = p(x) \cdot x^{\frac{4n-1}{2}} = \frac{dy(x)}{dx} \cdot x^{\frac{4n-1}{2}}$$

Donc :

$$\frac{dy(x)}{dx} = A \cdot x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot J_{\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right) + B \cdot x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot J_{-\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right)$$

Rappelons que l'encastrement de la poutre est parfait. En bas de la poutre, ie pour $x=0$, la flèche, l'inclinaison et la courbure de la poutre sont nulles. Donc, on a :

$$\frac{dy(x)}{dx} = A \cdot x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot J_{\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right) + B \cdot x^{\frac{1-4n}{2}} \cdot J_{-\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right) = 0$$

$$\text{où } \frac{dy(x)}{dx} \cdot x^{\frac{4n-1}{2}} = A \cdot J_{\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right) + B \cdot J_{-\nu} \left(\kappa x^{\frac{3-2n}{2}} \right) = 0$$

J_{ν} et $J_{-\nu}$ sont de la forme :

$$J_{\nu}(x) = \left(\frac{x}{2} \right)^{\nu} \cdot \sum_{r=0}^{\infty} \left(\frac{(-1)^r}{r! \Gamma(\nu + r + 1)} \cdot \left(\frac{x}{2} \right)^{2r} \right) \text{ et } J_{-\nu}(x) = \left(\frac{x}{2} \right)^{-\nu} \cdot \sum_{r=0}^{\infty} \left(\frac{(-1)^r}{r! \Gamma(-\nu + r + 1)} \cdot \left(\frac{x}{2} \right)^{2r} \right)$$

Pour $x=0$, on a $J_{\nu}(x)=0$ et $\lim_{x \rightarrow 0} J_{-\nu}(x) = \infty$ donc, pour vérifier $\frac{dy(x)}{dx} \cdot x^{\left(\frac{4n-1}{2}\right)} = 0$, il faut $B=0$.

Par contre, à l'extrémité libre de la poutre, ie pour $x=H$, si on considère que la poutre est en limite de flambement, elle est toujours censée être verticale donc les constatations sont les mêmes. H_{crit} est la valeur de H pour laquelle la poutre est en limite de flambement, donc :

$$\frac{dy(H_{crit})}{dx} = A \cdot H_{crit}^{\frac{1-4n}{2}} \cdot J_{\nu} \left(\kappa H_{crit}^{\frac{3-2n}{2}} \right) = 0$$

Ce qui signifie que le terme $A \cdot J_{\nu} \left(\kappa H_{crit}^{\frac{3-2n}{2}} \right)$ est nul.

Soit A est nul, soit $J_{\nu} \left(\kappa H_{crit}^{\frac{3-2n}{2}} \right)$ est nul. Prenons A quelconque, on a donc $\kappa H_{crit}^{\frac{3-2n}{2}} = c$,

avec c la première racine de J_{ν} .

Donc :

$$H_{crit}^{\frac{3-2n}{2}} = \frac{c}{\kappa} = \frac{c}{\sqrt{\left(\frac{16 \cdot \omega}{E \cdot \lambda^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2} \right)}}$$

Et, en rappelant que $\lambda = \frac{r_0}{H^n}$:

$$H_{crit} = \left(\frac{c}{\left(\frac{16 \cdot \omega}{E \cdot \frac{r_0^2}{H^{2n}} \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2} \right)^{\frac{1}{2}}} \right)^{\frac{2}{3-2n}} = \left(\frac{c^2 \cdot E \cdot r_0^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2}{16 \cdot \omega \cdot H^{2n}} \right)^{\frac{1}{3-2n}}$$

A ce point, $H = H_{crit}$ donc :

$$H_{crit} = \left(\frac{c^2 \cdot E \cdot r_0^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2}{16 \cdot \omega} \right)^{\frac{1}{3-2n}} \cdot (H_{crit})^{\frac{-2n}{3-2n}}$$

$$H_{crit} \cdot (H_{crit})^{\frac{2n}{3-2n}} = \left(\frac{c^2 \cdot E \cdot r_0^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2}{16 \cdot \omega} \right)^{\frac{1}{3-2n}}$$

$$(H_{crit})^{\frac{3}{3-2n}} = \left(\frac{c^2 \cdot E \cdot r_0^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2}{16 \cdot \omega} \right)^{\frac{1}{3-2n}}$$

$$H_{crit} = \left(\frac{c^2 \cdot E \cdot r_0^2 \cdot (2n+1) \cdot (3-2n)^2}{16 \cdot \omega} \right)^{\frac{1}{3}}$$

La hauteur critique de flambement d'une poutre ayant une masse spécifique ω et un module E constants peut donc se calculer selon cette formule après avoir déterminé la valeur de n et celle de c .

Greenhill, A. G. 1881. Determination of the greatest height consistent with stability that a vertical pole or mast can be made, and the greatest height to which a tree of given proportions can grow. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* **4**: 65-73.

2. ANNEXE B : RECAPITULATIF DES TRAITS DES ESPECES UTILISEES

code	espèce	famille botanique	modèle architectural	mode de dispersion des graines
<i>Bp</i>	<i>Bocoa prouacensis</i> (Aubl.)	<i>Caesalpinaceae</i>	Troll	zoochorie
<i>Cp</i>	<i>Carapa procera</i> (A. DC.)	<i>Meliaceae</i>	Cook	non-assistée/zochorie
<i>Dg</i>	<i>Dicorynia guianensis</i> (Amsh.)	<i>Caesalpinaceae</i>	Troll	anémochorie
<i>Ef</i>	<i>Eperua falcata</i> (Aubl.)	<i>Caesalpinaceae</i>	Troll	non-assistée
<i>Eg</i>	<i>Eperua grandiflora</i> ((Aubl.) Benth.)	<i>Caesalpinaceae</i>	Troll	non-assistée
<i>Gg</i>	<i>Goupia glabra</i> (Aubl.)	<i>Celastraceae</i>	Roux	
<i>Gh</i>	<i>Gustavia hexapetala</i> ((Aubl.) J.E. Smith)	<i>Lecythidaceae</i>	Aubreville	zoochorie
<i>La</i>	<i>Licania alba</i> ((Bernoulli) Cuatrec.)	<i>Chrysobalanaceae</i>	Troll	zoochorie
<i>Lp</i>	<i>Lecythis persistens</i> (Sagot)	<i>Lecythidaceae</i>	Troll	zoochorie
<i>Oa</i>	<i>Oxandra asbeckii</i> ((Pulle) R.E. Fries)	<i>Annonaceae</i>	Troll	zoochorie
<i>Pc</i>	<i>Pradosia cochlearia</i> ((Lecomte) Pennington)	<i>Sapotaceae</i>	Aubreville	zoochorie
<i>Ps</i>	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> (Miers ex Bentham)	<i>Elaeocarpaceae</i>	?	non-assistée
<i>Qr</i>	<i>Qualea rosea</i> (Aubl.)	<i>Vochysiaceae</i>	Massart	anémochorie
<i>Sr</i>	<i>Sextonia rubra</i> ((Mez) van der Werff)	<i>Lauraceae</i>	Aubreville	anémochorie
<i>Tm</i>	<i>Tachigali melinonii</i> ((Harms) Barneby)	<i>Caesalpinaceae</i>	Petit	anémochorie
<i>Vm</i>	<i>Virola michelii</i> (Heckel)	<i>Myristicaceae</i>	Massart	zoochorie

Ce premier tableau présente les paramètres botaniques (nom d'espèce et de la famille botanique), architecturaux (modèle suivi) et le mode de dispersion des graines (synthétisé par (Flores 2005)). La première colonne comporte un code pour chaque espèce, ce code est repris ensuite dans chaque tableau.

code	Groupes de hauteur de Collinet	Groupes écologiques Molino et Sabatier	Données de Favrichon		
			Groupes	Dawkins	Dmax
<i>Bp</i>	< 40m, libérées de façon moyenne	tolérante à l'ombre	tolérante du sous-bois	2.5	50.5
<i>Cp</i>	< 40m, libérées tardivement	héliophile non-pionnière	héliophile de la voûte	2.6	46.3
<i>Dg</i>	espèces de grande taille, libérées tardivement	tolérante à l'ombre	hémitolérante, émergente	3.1	75.1
<i>Ef</i>	espèces de grande taille, libérées précocement	tolérante à l'ombre	hémitolérante, émergente	2.8	84.1
<i>Eg</i>	espèces de grande taille, libérées tardivement	tolérante à l'ombre	hémitolérante, émergente	3	73.3
<i>Gg</i>	< 40m, libérées tardivement	héliophile	héliophile de la voûte	3.2	62.8
<i>Gh</i>	espèces de sous-bois, < 25m	tolérante à l'ombre	tolérante du sous-bois	1.5	22.3
<i>La</i>	< 40m, libérées de façon moyenne	tolérante à l'ombre	tolérante de la voûte	2.3	60
<i>Lp</i>		tolérante à l'ombre	tolérante du sous-bois	3	7.9
<i>Oa</i>		tolérante à l'ombre	tolérante du sous-bois	1.4	18.6
<i>Pc</i>	espèces émergentes, libération très tardive	tolérante à l'ombre	tolérante de la voûte	3	77.5
<i>Ps</i>	espèces de sous-bois, < 25m	tolérante à l'ombre	tolérante du sous-bois		
<i>Qr</i>	espèces émergentes, libération très tardive	héliophile	hémitolérante, émergente	3.5	87.5
<i>Sr</i>	espèces de grande taille, libérées précocement	tolérante à l'ombre	hémitolérante, émergente	2.9	78.6
<i>Tm</i>	espèces de grande taille, libérées tardivement	héliophile non-pionnière	héliophile de la voûte	3.6	65.2
<i>Vm</i>		héliophile	héliophile de la voûte	2.7	39.1

Dans ce tableau sont présentées les données concernant les préférences écologiques établies par différents auteurs : Collinet (1997), Molino et Sabatier (2001) et Favrichon (1994). Les groupes de Collinet reposent sur la hauteur finale et la hauteur de libération *i.e.* au-delà de laquelle la courbe d'évolution de la hauteur en fonction du diamètre s'infléchit. Molino et Sabatier se sont basés sur une compilation bibliographique. Favrichon s'est basé sur les effectifs par classe de diamètre, les dimensions potentielles (dont le diamètre maximal D_{max}), la vitesse de croissance et les taux de mortalité et de recrutement. Les indices de Dawkins

(1958) fournis par Favrichon correspondent au degré d'exposition des couronnes, les plus forts indices correspondent à la plus forte exposition à la lumière.

code	SCI	IDI	PDI	ρ (g.cm ⁻³)	E (GPa)	n	m	L (kg.m ⁻³)	S (10 ³ m)	RF	SP*D ₁₅₀	SP*IDI	GL (deg)	GL10% (deg)	GL80% (deg)	C _m (m ⁻¹)	α_M	β_M	α_H	β_H	K _{sp}	γ	GR _p
Bp	27.58	2.32	-2.80	0.79	15.7	0.60	1.59	1418	101	0.58	0.10	0.58	4.34	1.41	8.54	0.020	5078	2.07	162	0.95	0.01	-1.98	0.49
Cp	24.72	6.25	-2.78	0.46	9.1	0.38	0.75	1141	93	0.83	0.07	1.28	4.13	2.17	8.61	0.043	16773	2.45	184	1.02	0.14	-1.53	24.69
Dg	26.88	2.68	-3.05	0.57	11.2	0.63	1.61	1177	77	0.60	0.03	-0.52	3.42	1.26	6.19	0.010	23301	2.53	96	0.81	0.05	-1.66	1.92
Ef	27.05	5.62	-2.44	0.58	11.4	0.77	1.85	1092	75	0.56	0.05	1.74	4.44	1.18	9.76	0.007	13960	2.39	105	0.84	0.03	-1.77	-2.23
Eg	30.45	5.61	-3.09	0.65	12.8	0.74	1.70	1205	128	0.61	0.05	0.85	3.46	1.03	7.15	0.021	12605	2.32	133	0.87	0.03	-1.82	3.86
Gg				0.66	13.0	0.54	1.76	1157	110	0.55			4.35	1.31	8.38	-0.003	73197	2.68	100	0.82	0.14	-1.49	12.21
Gh	26.19	4.90	-2.34	0.52	10.1	0.56	1.14	1589	57	0.68	0.09	2.46	3.60	1.41	6.16	-0.003	971	1.65	94	0.83	0.00	-2.52	17.55
La	26.14	7.13	-2.89	0.82	16.3	0.67	1.65	1458	94	0.54	0.05	0.81	4.21	1.17	9.08	0.032	34292	2.56	133	0.89	0.07	-1.55	-6.72
Lp	28.24	4.22	-1.75	0.63	12.5	0.73	1.74	1664	91	0.61	0.04	-0.85	3.18	1.07	8.01	0.000	22779	2.42	124	0.88	0.05	-1.69	-0.16
Oa	29.19	4.06	-2.58	0.77	14.2	0.76	1.98	1597	107	0.56	0.02	-0.35	3.42	0.77	11.01	0.018	23900	2.43	78	0.75	0.03	-1.82	-7.59
Pc	28.00	6.38	-2.60	0.60	11.7	0.76	1.85	1581	81	0.59	0.05	1.74	4.06	1.07	9.48	0.031	19541	2.38	113	0.87	0.04	-1.75	7.61
Ps	29.05	6.35	-3.98	0.69	13.7	0.42	1.05	1361	116	0.71	0.03	1.27	3.49	1.68	6.05	0.018	26828	2.49	128	0.86	0.08	-1.65	11.33
Qr	25.23	9.63	-2.80	0.57	11.1	0.45	0.79	1595	133	0.86	0.10	0.79	3.48	1.32	7.47	0.033	19166	2.42	189	0.98	0.12	-1.60	26.71
Sr	27.84	3.40	-2.43	0.44	8.5	0.30	0.63	1438	39	0.68	0.10	-0.11	4.44	1.27	7.46	0.024	8684	2.26	93	0.84	0.04	-1.90	29.71
Tm	23.78	10.81	-6.43	0.48	9.5	0.53	1.55	1040	255	0.74	0.02	6.27	4.54	0.98	12.05	0.014	26111	2.52	169	0.91	0.13	-1.57	15.36
Vm	25.38	5.27	-3.48	0.40	7.7	0.50	1.16	1126	127	0.79	0.06	-1.88	3.74	1.22	7.37	0.023	11225	2.34	117	0.84	0.05	-1.82	32.37

Ce tableau synthétise les traits établis durant cette thèse : les trois premiers (cm².m⁻²) sont basés sur les données issues de la base de données de Paracou (Gourlet-Fleury *et al.* 2004) et correspondent, pour *SCI* (spatial competition index) à la surface terrière moyenne environnante dans un cercle de 10m autour de chaque individu en 2003 pour les individus juvéniles utilisés dans cette thèse, *IDI* (initial disturbance index) à la variation de surface terrière environnante dans le même cercle entre 1984 et 1987 (*i.e.* période durant laquelle l'exploitation sylvicole a eu lieu) et enfin *PDI* (present disturbance index) à la variation de surface terrière environnante dans le même cercle entre 1993 et 2003 donc à la perturbation récente (ce dernier n'apparaît pas dans les analyses présentées dans ce manuscrit). Viennent ensuite l'infradensité ρ (masse anhydre/volume saturé en eau) du bois, le module d'élasticité E calculé à partir de l'infradensité (voir chapitre I partie 3), le coefficient n de défilement du tronc (voir chapitre II), le coefficient m de répartition de la biomasse totale le long du tronc (voir chapitre II), le rapport L entre biomasse totale et volume de bois du tronc, le coefficient S d'élancement du tronc donc le rapport entre la hauteur totale de l'arbre et son diamètre à 1.50m du sol. Le facteur de risque moyen par espèce RF , les coefficients d'évolution de ce facteur avec l'ontogénie et la perturbation ($SP*D_{150}$ et $SP*IDI$, voir chapitre II) sont ensuite donnés. Le reste du tableau concerne la perturbation de la verticalité et les performances gravitropiques (voir chapitre III) : GL , $GL10\%$ et $GL80\%$ sont respectivement les médianes, 10^{ème} et 80^{ème} centiles des inclinaisons globales mesurées sur les juvéniles ; C_m est la médiane des courbures des troncs ; α_M , β_M , α_H et β_H sont les paramètres des allométries liant la masse totale (M) ou la hauteur (H) avec le diamètre des individus ($\alpha_i D^{\beta_i}$) ; K_{sp} et γ sont des traits synthétiques intervenant dans la détermination de la perturbation théorique des individus (inclinaison provoquée par la croissance en biomasse, en l'absence de toute réaction gravitropique) et enfin GR_p est un indice de performance gravitropique correspondant à la

différence entre perturbation théorique calculée et perturbation réellement observée (inclinaison globale).

D'autres traits concernant l'écologie et l'écophysiologie des espèces sont disponibles dans la base de données Mariwenn : <http://ecofog.cirad.fr/Mariwenn/> (Ollivier *et al.* 2007), enrichie au fur et à mesure de l'acquisition de nouvelles données.

Résumé

Le fonctionnement des écosystèmes repose sur la diversité fonctionnelle, complément de la diversité spécifique. En forêt tropicale humide, les jeunes arbres croissent en sous-bois dense et stratifié. Cette thèse porte sur la diversité de réalisation de la fonction biomécanique de soutien. Les hypothèses sont que la «course» vers les strates plus éclairées contraint la sécurité mécanique des jeunes arbres, avec de nécessaires économies de matière et recours à des processus de réparation (gravitropisme) et d'acclimatation (mécanoperception et réponse), et que la diversité est donc structurée par le besoin en lumière et l'affinité pour le risque des espèces. Avec un échantillon de 16 espèces sur le dispositif de Paracou, des traits fonctionnels pertinents – risque de non-autoportance et performance gravitropique - sont définis au travers de modélisations adaptées qui combinent forme des troncs, répartition des masses et propriétés du bois. Ces traits varient entre espèces mais aussi avec le développement et l'environnement des arbres. Ces variations sont dues aux variations des traits élémentaires (forme, masses, bois) avec de forts effets géométriques. Les espèces les moins autoportantes (faible sécurité) ont les plus fortes performances gravitropiques. Ce sont aussi les plus demandeuses de lumière. Une espèce *Tachigali melinonii* se distingue par de forts élancements et une fréquente non-autoportance laissant supposer une adaptabilité forte à l'environnement mécanique. Une expérimentation (réponse de croissance au tuteurage) n'a cependant pas abouti aux résultats supposés puisque c'est au contraire l'espèce à faible risque, *Dicorynia guianensis*, qui s'est montrée plus réactive.

Mots-clés : biomécanique des arbres, diversité fonctionnelle, croissance juvénile, facteur de risque, gravitropisme, forêt tropicale humide, Guyane française, Paracou.

Summary

The functioning of ecosystems is based on the functional diversity, which is the complement to the species diversity. In the tropical rain forest, the saplings grow in the dense and stratified understorey. This thesis deals with the diversity of realisation of the support function by the saplings in this context. The hypotheses are that the race through higher and so brighter levels constrains the mechanical security of the saplings with necessary biomass saving and need of reorientation (gravitropism) and acclimation (mecnoperception and response) processes and that diversity is thus structured by the species light-demand and affinity for the risk. Using a wide sample of 16 species, at the Paracou station, relevant functional traits - risk of not-self-supporting and gravitropic performance - are defined through adapted modellings which combine trunk shape, biomass distribution and wood properties. The traits values vary between species and also with ontogeny and saplings environment. These variations are due to elementary traits (shape, biomass, wood) with strong geometrical effects. The less self-supporting species (low mechanical security) have the highest gravitropic performances and are also the most light-demanders. A species, *Tachigali melinonii*, distinguishes itself by strong slendernesses and a frequent not-self-supporting habit letting suppose a strong adaptability to its mechanical environment. An experiment (growth response to staking), however, did not provide the expected results whereas the species with lower risks, *Dicorynia guianensis*, reacted more.

Key-words: tree biomechanics, functional diversity, saplings growth, risk factor, gravitropism, tropical rain forest, French Guiana, Paracou.